



De la plante à l'homme via les guêpes parasitoïdes : comment décider sans calculer ?

Philippe Louapre

► To cite this version:

Philippe Louapre. De la plante à l'homme via les guêpes parasitoïdes : comment décider sans calculer ?. Psychologie et comportements. Université Rennes 1, 2011. Français. NNT: . tel-00667870

HAL Id: tel-00667870

<https://theses.hal.science/tel-00667870>

Submitted on 8 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie, Agro, Santé

présentée par

Philippe Louâpre

préparée à l'Unité Mixte de Recherche 6553 « EcoBio »

Ecologie, Biodiversité, Evolution

UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**De la plante à
l'homme via les
guêpes parasitoïdes :
comment décider
sans calculer ?**

Thèse soutenue à Rennes le 09/12/2011

devant le jury composé de :

Guy BOIVIN

Chercheur, Agriculture et Agroalimentaire Canada / *Examineur*

Emmanuel DESOUHANT

Professeur, Université C. Bernard Lyon 1 / *Rapporteur*

Luc-Alain GIRALDEAU

Professeur, Université du Québec à Montréal / *Rapporteur*

Cendrine MONY

Maître de conférence, Université Rennes 1 / *Examineur*

Yannick OUTREMAN

Maître de conférence, Agrocampus Ouest / *Examineur*

Jean-Sébastien PIERRE

Professeur, Université Rennes 1 / *Directeur de thèse*

Eric WAJNBERG

Directeur de recherche, INRA Sophia / *Examineur*
Président du jury

DE LA PLANTE À L'HOMME
VIA LES GUÊPES PARASITOÏDES :
COMMENT DÉCIDER SANS CALCULER ?

Remerciements

Je tiens à remercier Jean-Sébastien Pierre qui a été l'inspirateur de ce projet. Merci de m'avoir accompagné sur des sentiers encore inexplorés de l'écologie comportementale. Je vous dois mes premières expériences de recherche qui inspireront pour longtemps mon travail.

Je tiens aussi à remercier particulièrement Joan van Baaren et Cendrine Mony avec qui j'ai eu de fructueux échanges, tant professionnels que personnels ; merci pour vos conseils, votre encadrement, et votre précieux soutien matériel et financier ! Joan, merci pour ton implication dans mon travail, merci de m'avoir permis d'encadrer un grand nombre de stagiaires et de m'avoir intégré dans la dream team des parasitoïdes d'EcoBio. Cendrine, merci d'avoir permis la réalisation des travaux sur les plantes, domaine qui m'était totalement inconnu. Merci d'avoir partagé avec moi les grandes incompréhensions du formidable mais douloureux monde des mathématiques.

Je souhaite remercier les nombreux chercheurs qui ont bien voulu porter un regard critique sur ce travail. Je pense particulièrement à Eric Wajnberg, Yannick Outreman, Jean-Pierre Masson, Thomas Hoffmeister et Eric Petit. Je remercie notamment Jean-Pierre pour avoir tenté de m'expliquer les mathématiques. Je n'ai certes pas tout compris, mais j'en garde un très bon souvenir !

Merci bien sûr à Véronique Martel, sans qui ces trois années ne se seraient pas aussi bien passées ! Merci pour tous les bons moments passés au labo et ailleurs, et l'énergie dépensée à relire, corriger et critiquer ma prose. Merci pour tous ces projets passionnants que nous avons montés ensemble. Je garderai un excellent souvenir de tous ces colloques, réunions, pauses café ; et bien sûr, on gardera l'espoir d'une collaboration future dans une lointaine contrée...

Mes remerciements s'en vont aussi à toute « l'équipe du bâtiment 25 ». Merci surtout à Céline, la cascadeuse de l'espace, pour sa gentillesse

légendaire et ses encouragements sans faille. Au duo de choc Anne-Marie et Denis, pour avoir passé un bout de chemin ensemble autour de ces capricieux *Aleochara*. A Sonia, pour avoir eu la gentillesse de tailler le portrait de mes bestioles. Et à toutes celles et ceux avec qui j'ai partagé le distrayant repas du mercredi.

Tout ce travail ne se serait pas fait aussi rapidement sans l'aide des courageux stagiaires (Maxime, Sylvain, Maxime, Claire, Barbara et sans oublier le grand Clément, il ira loin le petiot) et de toutes celles et ceux qui m'ont apporté un soutien technique et administratif, notamment Valérie, Sandra, Jocelyne, Maire-Claire, Christophe, Isabelle et Christine. Merci aussi à Tiphenn et Armelle, pour avoir accepté de partager l'espace rare d'EcoBio. A nous les 9.63m³ d'air par personne!

Merci à tous mes collègues, et néanmoins amis d'EcoBio et d'ailleurs pour tous les bons moments passés, par ordre culinaire : Benjamin et sa frite, Stéphane et sa soupe bo bun, Stéphane et son Saint- Nectaire, Julie et ses accras de morue, Anne-Kristel et ses chips de vitelottes (un merci supplémentaire pour toi Anne-Kristel pour cette précieuse et fructueuse collaboration autour de ces charmantes petites fleurs jaunes), Guillaume le fromagophile. Merci aux « anciens », Joffrey, Cécile, Damien, Laurent, Véronique pour avoir partagé tous ces moments à EcoBio ou sur le campus et m'avoir montré la voie qu'il fallait suivre (ou pas ?!). Et à tous ceux que j'oublie et qui sauront me le faire payer.

Enfin, mes plus chaleureux remerciements s'en vont à l'équipe restreinte de la Louâpre's family, dont l'indéfectible soutien m'a permis de mener ce travail jusqu'à la fin. Particulièrement mes parents sans qui je n'aurais jamais osé et pu me lancer dans cette aventure. Et bien évidemment ma très chère Gaëlle qui a subi mon « humeur toujours joviale » et ces longues soirées, collé à un ordinateur. Tu as été, avec notre asticot, de mes plus fervents soutiens et je vous dédie cette thèse à toutes les deux.

Table des matières

Remerciements	iii
Table des matières	v
Liste des tables	ix
Liste des figures	x
CHAPITRE I. Introduction générale	1
1. Cadre conceptuel	3
2. Objectifs généraux	6
3. Organisation de la thèse	8
CHAPITRE II. La prise de décision : De l'optimalité à l'utilisation de l'information	11
1. La théorie de l'approvisionnement optimal	13
1.1. Le comportement d'approvisionnement	13
1.1.1. <i>La ressource et son utilité</i>	13
1.1.2. <i>Un comportement partagé par de nombreux organismes</i>	14
1.2. L'origine de la théorie	15
1.3. Le Théorème de la Valeur Marginale	16
1.3.1. <i>Le principe du Théorème</i>	16
1.3.2. <i>Les applications du Théorème</i>	18
1.4. La prise en compte de la réalité biologique	19
1.4.1. <i>Les écarts à la règle optimale</i>	20
1.4.2. <i>La stochasticité</i>	22
1.4.3. <i>L'omniscience de l'individu</i>	22
2. L'information biologique	23
2.1. Qu'est-ce que l'information biologique ?	23
2.2. L'information et son utilité	24
2.2.1. <i>La diminution de l'incertitude et l'estimation</i>	24
2.2.2. <i>La place de l'information dans le processus décisionnel</i>	24
2.2.3. <i>La décision rationnelle</i>	25
2.3. La valeur de l'information	26
2.4. L'origine de l'information biologique	27
3. S'approvisionner en étant informé	28
3.1. Les règles décisionnelles et l'information nécessaire	29
3.1.1. <i>Le temps et la quantité de ressource trouvée</i>	29
3.1.2. <i>La qualité estimée de l'agregat</i>	31

3.2. La mise à jour bayésienne de l'information	32
3.2.1. <i>La théorie bayésienne de la décision</i>	32
3.2.2. <i>De la mise en évidence d'un processus aux limites d'une métaphore</i>	34
3.2.3. <i>L'estimation bayésienne de la qualité de l'agrégat</i>	37
4. Les mécanismes proximaux de la décision bayésienne	41
4.1. Les heuristiques : L'efficacité avec parcimonie.....	41
4.2. L'implémentation bayésienne par les organismes	42
4.2.1. <i>La motivation à rester dans l'agrégat</i>	42
4.2.2. <i>Les limites d'un mécanisme proximal supposé</i>	47
4.2.3. <i>L'estimation bayésienne par les systèmes neuronaux</i>	49
CHAPITRE III. L'information perçue : Origines et utilisations	51
Préface au Chapitre III.....	53
Objectifs	53
Le modèle biologique	53
L'approche utilisée	58
Les principaux résultats	58
ARTICLE 1 Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps	61
Introduction	63
Materials and methods	67
<i>Biological material</i>	67
<i>Experimental design</i>	68
<i>The experiments</i>	69
<i>Statistical analyses</i>	70
Results	70
<i>The residence time in the first patch</i>	70
<i>The patch residence time in the second patch containing only kairomones</i>	71
<i>The patch residence time in the second patch containing kairomones plus one larva</i> .	72
Discussion	73
Funding	76
ARTICLE 2 Carbon dioxide narcosis modifies the patch leaving decision of foraging parasitoids.....	77
Abstract	78
Introduction	79
Materials and methods	82
<i>Biological material</i>	82

<i>Experiment 1 (control) : CO₂ narcosis effect on the females without recent foraging experience</i>	83
<i>Experiment 2 : CO₂ narcosis effect on the memory of the previous patch quality</i>	84
<i>Data collection and statistical analyses</i>	84
Results	85
<i>Experiment 1 (control) : CO₂ narcosis effect on foraging behavior of females without recent foraging experience</i>	85
<i>Experiment 2 : CO₂ narcosis effect on the memory of the previous patch quality</i> .	86
Discussion	87
Acknowledgements.....	89
CHAPITRE IV. Le mécanisme proximal du départ de l'agrégat.....	91
Préface au chapitre IV.....	93
Objectifs.....	93
Le modèle biologique utilisé et l'approche suivie	93
Les principaux résultats	95
ARTICLE 3 Humans and insects decide in similar ways.....	97
Abstract	98
Introduction	99
Materials and methods	103
<i>Direct linear fitting (lm function of R)</i>	106
<i>Non-linear fitting (nls function of R)</i>	106
<i>Generalized linear models (glm function of R)</i>	107
Results	110
Discussion	117
Acknowledgments.....	120
CHAPITRE V. Exploiter une ressource continue : Les plantes clonales	121
Préface au chapitre V.....	123
Objectifs.....	123
Le modèle biologique utilisé et l'approche suivie	124
Principaux résultats	126
ARTICLE 4 Optimal foraging in clonal plants : The blind prospector model	129
Abstract	130
Introduction	131
The model	132
Simulations	136
Discussion	140

Acknowledgments.....	143
ARTICLE 5 Analogies between clonal plants and animals foraging : evidence of information acquisition about local richness and spatial variance	145
Abstract	146
Introduction	147
Materials and Methods	150
<i>The biological material</i>	150
<i>Pre-treatment conditions</i>	150
<i>The experiment</i>	151
<i>Data collection and statistical analysis</i>	152
Results	153
<i>Effect of the soil quality on the foraging behavior of the genets.</i>	153
<i>Effect of the variability of the resource on the foraging behavior of the genets.</i>	155
<i>Effect of the genet experience on the foraging behavior of the ramets.</i>	156
Discussion	158
<i>Local soil quality and variability of distribution as information for clonal plants</i>	158
<i>Integrated information and relative perception of soil quality</i>	159
<i>A foraging behavior different among species</i>	160
<i>Clonal plants and animals: similarities in foraging?</i>	161
Acknowledgements.....	162
CHAPITRE VI. Conclusion générale et perspectives	163
Le mécanisme sous-jacent à la prise de décision	167
La hiérarchie de l'information dans la prise de décision.....	168
Le mécanisme proximal étendu au problème inter-agrégat	169
Les bases biologiques du mécanisme motivationnel	172
La théorie évolutive de la motivation	173
Le paradigme de l'agrégaat étendu à la ressource continue	175
Références bibliographiques.....	179

Liste des tables

Tableau II-1. La mise en évidence d'un comportement bayésien chez les animaux ; d'après Valone (2006) et revue littéraire.....	35
Tableau III-1 Les facteurs influençant le temps de résidence chez <i>Asobara tabida</i>	57
Table III-2. The experimental setup.	68
Table III-3. Estimated regression coefficient (θ) of a Cox proportional hazard model for tested covariates on the patch-leaving tendency of <i>Asobara tabia</i> foraging in conditioning patches and testing patches.....	71
Table III-4. The experimental setup.	82
Table IV-1. Number and percent of cases where each model and model class appears to be the best using the AIC criterion.....	110
Table IV-2. Estimated regression coefficients (θ), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\theta)$) for covariates that have a significant effect ($P\text{-value} < 0.05$) on the patch-leaving tendency of humans in a multi-patch environment.....	115
Table V-1. Generalized additive equations showing the effects of the average soil quality and the origin of the clones on internode length of <i>P. anserina</i> and <i>P. reptans</i> (from ramets 2 to 13).....	155
Table V-2. Generalized additive equations showing the effects of the variability of the resource distribution and the origin of the clones on internode length of <i>P. anserina</i> and <i>P. reptans</i> (from ramets 2 to 13).....	156
Table V-3. TukeyHSD multiple comparison of mean internode lengths of <i>P. anserina</i> and <i>P. reptans</i> between the last four last ramets (13-16) for each treatment.	157

Liste des figures

Figure I-1 L'organisation de la thèse et l'articulation des principales questions soulevées.....	7
Figure II-1. Le Théorème de la Valeur Marginale ; d'après Charnov (1976), Kacelnik et Todd (1992).....	17
Figure II-2. Schéma du processus décisionnel; modifié d'après Blumstein et Bouskila (1996).	25
Figure II-3. Le coût de l'information et sa collecte ; modifié d'après Dall et al. (2005).	27
Figure II-4. Les différentes sources d'informations non génétiques; modifié d'après Danchin <i>et al.</i> (2004), Dall <i>et al.</i> (2005), Wagner et Danchin (2010).	28
Figure II-5. Les trois règles de décision simples de départ de l'agrégat, basées sur des informations simples.....	30
Figure II-6. Le principe de la mise à jour bayésienne appliqué à la mise à jour des paramètres de distribution de probabilités.	34
Figure II-7. Les différents estimateurs bayésiens en fonction de la distribution de la ressource; d'après Iwasa et al. (1981).	39
Figure II-8. Les principaux mécanismes proximaux du départ de l'agrégat basés sur la tendance à rester dans l'agrégat.....	44
Figure II-9. Représentation graphique de la non-estimabilité des paramètres du modèle de Waage, aP (motivation initiale) et b (taux de démotivation).....	48
Figure II-10. Le modèle bayésien à trois neurones; d'après Holmgren et Olsson (2000).	49
Figure III-1. (a) Femelle d' <i>Asobara tabida</i> en pleine oviposition dans une larve de stade L3 de <i>Drosophila subobscura</i> . (b) Femelle de <i>Drosophila subobscura</i>	54
Figure III-2. L'information biologique et l'estimation de la qualité d'un agrégat par une femelle parasitoïde : le positionnement des différents articles présentés dans le processus décisionnel.	59

Figure III-3. The different sources of information used by a solitary forager to estimate either the average quality of the environment (i, ii) or the visited patch quality (iii, and iv).	64
Figure III-4. Mean (\pm standard error) residence time in the second patch as a function of the quality of the first patch visited.	72
Figure III-5. Patch residence time of naive <i>A. tabida</i> females after CO ₂ narcosis (black bars) or not (white bars).	85
Figure III-6. Residence time in the second patch containing only kairomones emitted by four larvae as a function of the quality of the previous patch visited by <i>A. tabida</i> females.....	86
Figure IV-1. L'utilisation du sujet humain : son intérêt par rapport aux insectes parasitoïdes.....	94
Figure IV-2. The motivational mechanisms of decision-making in parasitoids and bumbles.....	100
Figure IV-3. Screenshots of the virtual foraging game.....	104
Figure IV-4. Relationship between the visual classification of the overall fit and goodness of fit of individual motivation, given by R ² in the adjusted model 5.....	112
Figure IV-5. Relationship between the size of the increments and the delay since the last discovery of an item.	113
Figure IV-6. Motivational course during the foraging time of a player classified as "poor", "medium" and "good", using the motivation adjustment described in the text.	114
Figure V-1. Les différentes approches utilisées pour identifier l'information pertinente et son utilisation dans la situation où la ressource est distribuée de manière continue	125
Figure V-2. Les deux espèces de plantes clonales utilisées pour la phase expérimentale.	126
Figure V-3. Le processus décisionnel transposé aux plantes clonales.	127
Figure V-4. The optimal displacement in the case where $\mu - q(x) > 0$ and where the variogram is either spherical or exponential.....	135

Figure V-5. Search according to the random growth rule (left), and to the blind prospector model (middle and right) of a clonal plant of 500 ramets.....	138
Figure V-6. Distribution of ramets in poor and rich areas (resp. lower and higher than the local mean) for the three growth rules.....	139
Figure V-7. Fitness gain of clonal plants according to the growth rule they use.	140
Figure V-8. The experimental design. The clonal growth was oriented in the direction indicated by the arrow with a single ramet per pot. The letters designate the different treatments tested: P poor, M medium, R rich and V variable (see Materials and Methods section for details).	152
Figure V-9. Mean internode length (\pm standard error) of <i>P. anserina</i> (a) and <i>P. reptans</i> (b) from ramets 2 to 13 in the four treatments (solid=Poor, dashed=Medium, dotted=Rich, dotdash=Variable).	154
Figure V-10. Mean internode length (\pm standard error) of <i>P. anserina</i> (a) and <i>P. reptans</i> (b) between the last four ramets (13-16) in the four treatments	157
Figure VI-1 L'articulation des principaux résultats de la thèse. Les chapitres (📖) et articles (📄) concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.....	166
Figure VI-2. L'hypothèse du mécanisme motivationnel influencé par l'expérience (en vert)	171

CHAPITRE I. **Introduction générale**

1. CADRE CONCEPTUEL

Une des principales activités des organismes vivants, de par le temps et l'énergie qu'ils y consacrent, est la recherche de ressources (proies, partenaires sexuels, hôtes de ponte...), lesquelles sont distribuées de manière hétérogène dans l'environnement (Stephens & Krebs 1986; Giraldeau 2008). La sélection naturelle favorise l'émergence, le maintien et l'évolution au cours des générations successives des stratégies tendant à maximiser l'efficacité de cette recherche. Comment alors maximiser son rendement lorsque l'on ne possède qu'une connaissance imparfaite de la répartition spatiale d'une ressource? L'écologie comportementale s'est appuyée, depuis ses origines, sur des modèles mathématiques issus de l'économie afin d'étudier ce comportement d'approvisionnement, notamment dans une perspective évolutionniste (Krebs & Davies 1997; Danchin, Giraldeau & Cezilly 2008). Les organismes testés (oiseaux, hyménoptères parasitoïdes, bourdons...) se sont avérés exceptionnellement doués pour résoudre ce problème d'optimisation. Cela requière pourtant pour le chercheur un arsenal mathématique relativement élaboré. Par exemple, la mise à jour bayésienne a été évoquée dans de nombreuses études afin de comprendre comment une information nouvelle est intégrée à une connaissance antérieure sur l'environnement, permettant ainsi d'ajuster son comportement d'approvisionnement (McNamara & Houston 1980; Iwasa, Higashi & Yamamura 1981; McNamara, Green & Olsson 2006; Valone 2006). Les organismes n'ont pas la capacité de se livrer à ce genre de calcul, mais perçoivent l'information provenant de leur environnement et semblent y répondre de manière efficace. Les comportementalistes cherchent donc par quelles heuristiques les organismes parviennent aussi près des solutions théoriquement optimales en intégrant l'information à leur disposition (Pierre & Green 2008).

L'étude de l'implémentation prend tout son intérêt si l'on considère des modèles biologiques chez lesquels on suppose que celle-ci est nécessairement

différente. En effet, les mécanismes proximaux à l'origine du comportement d'approvisionnement sont contraints par les capacités cognitives des organismes et par les pressions de sélection de l'environnement dans lesquels ils évoluent. On observe depuis quelques années des tentatives de rapprochement entre les neurosciences, la psychologie expérimentale et l'écologie comportementale (Glimcher 2003). Un nombre croissant de publications se positionnent maintenant à l'interface entre ces disciplines en exploitant les particularités des modèles biologiques de certaines, en s'inspirant des théories d'autres (Hutchinson & Gigerenzer 2005a; b). En tenant compte des particularités propres à différents modèles biologiques, une approche pluri-modèles permet ainsi d'étudier les mécanismes d'utilisation de l'information à différents niveaux, en révélant les convergences et divergences entre processus décisionnels dans un cadre écologique commun.

Les hyménoptères parasitoïdes sont devenus des espèces modèles pour les études de la prise de décision et du comportement d'approvisionnement (Wajnberg, Bernstein & van Alphen 2008). L'expérience des chercheurs est immense, la littérature aussi. C'est notamment sur ces insectes que l'étude des mécanismes proximaux a été menée le plus loin et le plus systématiquement (van Alphen, Bernstein & Driessen 2003; Wajnberg 2006). Par exemple, les hyménoptères parasitoïdes ont permis de dégager le caractère de "mime bayésien" de la motivation, un concept majeur dans la compréhension du processus décisionnel sous-jacent au comportement d'approvisionnement (Iwasa *et al.* 1981; Waage 1979; Pierre 2011). Cependant, de très nombreuses questions restent en suspens, notamment sur l'intégration de différentes informations perçues par l'individu dans le processus décisionnel et sur le mécanisme proximal qui n'est, à l'heure actuelle, que supposé chez quelques organismes.

Les différentes zones d'ombre sur l'utilisation d'un mécanisme proximal soupçonné chez les hyménoptères parasitoïdes ont motivé dans un second temps l'utilisation d'un modèle biologique rarement utilisé en écologie

comportementale : l'homme. L'homme parle, conceptualise, symbolise, rationalise. Il dispose de capacités cognitives complexes qui en font un modèle unique pour ce genre d'étude. Mais que se passe-t-il lorsqu'un dispositif expérimental le place dans les conditions semblables à celles d'un hyménoptère parasitoïde? Allons-nous déceler des mécanismes proximaux similaires, ou une nette supériorité due à la rationalité économique, écologique et philosophique ? L'utilisation de sujets humains en écologie comportementale nous permet d'étudier le traitement de l'information par des processus cognitifs complexes de manière plus directe que ne le font classiquement les comportementalistes avec les hyménoptères parasitoïdes.

Enfin, nous avons décidé d'élargir l'étude des processus de traitement de l'information au monde végétal, en prenant comme modèle biologique les plantes clonales. Ce modèle biologique n'a jamais été utilisé en écologie comportementale. Elles n'ont pas de système nerveux clairement identifié et semblent peu à même d'intégrer une quelconque information perçue. Pourtant les preuves des prises de décision et du traitement de l'information par les végétaux s'accumulent (Brenner *et al.* 2006; Trewavas 2006; Struik, Yin & Meinke 2008; Trewavas 2009). Comment l'expliquer ? Le concept d'intégration de l'information, si utile pour le comportement animal et que nous exploiterons pour les deux premiers modèles, ne semble pas avoir son équivalent chez les plantes. L'utilisation des plantes clonales présente plusieurs intérêts par rapport aux deux autres modèles biologiques détaillés précédemment. Elles sont composées d'un réseau de ramets connectés, laissant supposer qu'une information peut circuler et être intégrée dans un système de traitement aboutissant à une réponse adaptée. Elles exploitent un environnement où la ressource est distribuée de manière continue, et non regroupée en agrégats. Ainsi, les plantes clonales permettent d'élargir la problématique de l'exploitation d'une ressource à une distribution continue tout en s'intéressant aux modalités de traitement de l'information d'un système biologique original.

2. OBJECTIFS GÉNÉRAUX

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier la mise en œuvre des processus optimaux de la recherche d'une ressource en une réalisation effective (l'implémentation) chez les organismes vivants, par des mécanismes dits proximaux (Figure I.1). Nous tenterons de comprendre :

- (i) quelles informations sont utilisées par les organismes afin d'ajuster leur comportement d'approvisionnement lorsque la ressource est agrégée dans l'environnement (chapitre III),
- (ii) comment ces informations sont intégrées au mécanisme proximal de la prise de décision (chapitre IV),
- (iii) comment cette approche peut être étendue au cas rarement envisagé d'une ressource distribuée de manière continue dans l'environnement (chapitre V).

Ces objectifs généraux seront déclinés dans chacun des chapitres correspondant de manière à considérer les caractéristiques propres à chaque modèle biologique. En effet, compte tenu du développement inégal des connaissances dans les différents groupes étudiés, ces questions seront abordées de manière différente.

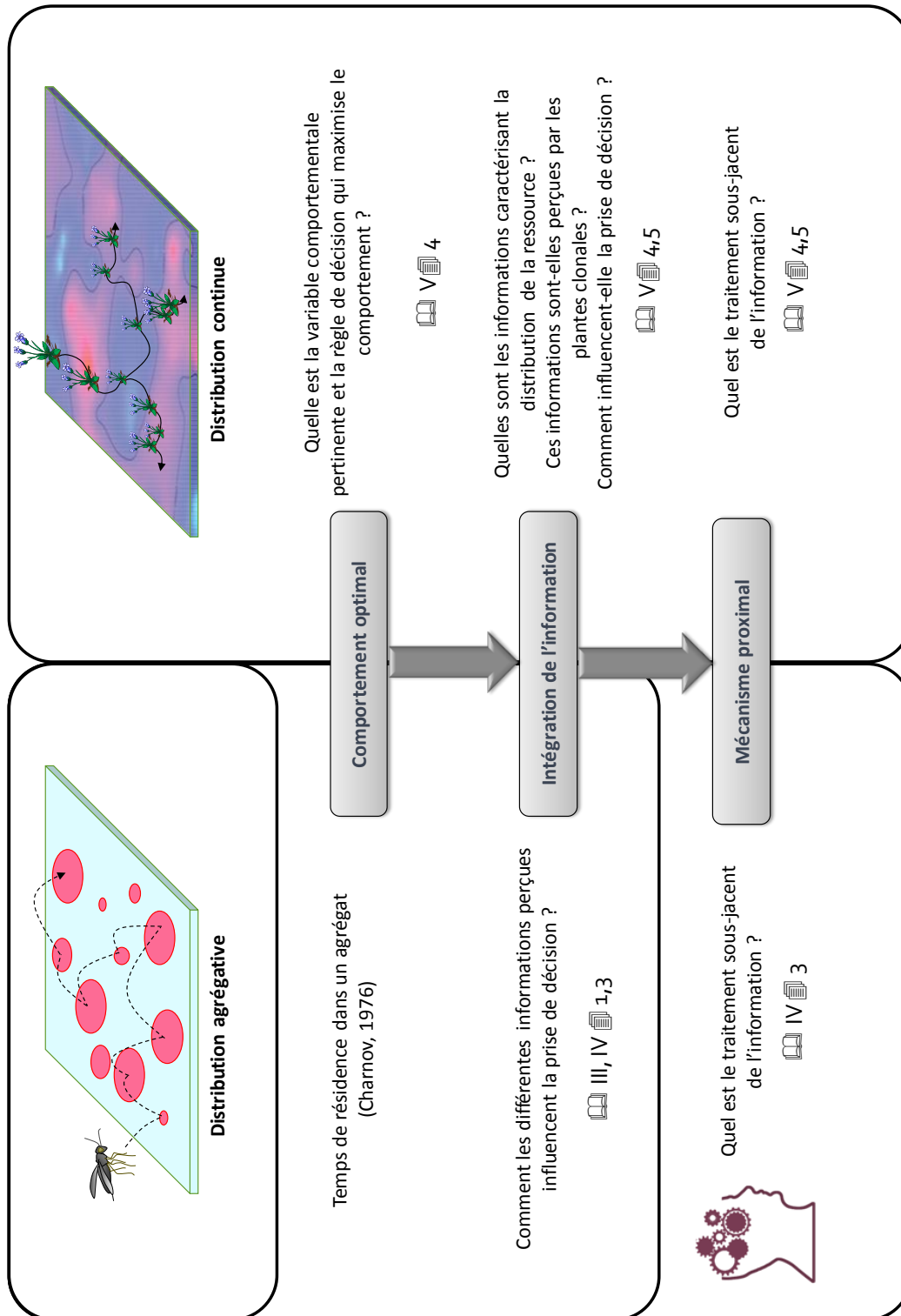


Figure I-1 L'organisation de la thèse et l'articulation des principales questions soulevées. Les chapitres (📖) et articles (📄) concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.

3. ORGANISATION DE LA THÈSE

Cette thèse est organisée en 4 parties successives (chapitres II, III, IV, V). Le chapitre II correspond à l'examen de la littérature consacrée à la prise de décision sous-jacente au comportement d'approvisionnement dans le monde vivant. Cet état de l'art nous munira de la théorie dont nous avons besoin pour expérimenter et déduire. Afin de bien interpréter les trois groupes de recherches choisis, nous détaillerons dans un premier temps les concepts clés de l'approvisionnement optimal, mettant ainsi en évidence l'importance majeure de l'information dans le comportement d'approvisionnement. La seconde partie de ce chapitre sera consacrée à l'information utilisée et son intégration dans le processus décisionnel. Cela nous amènera dans une troisième partie à préciser comment cette information est utilisée dans le contexte de l'approvisionnement. Enfin, dans une quatrième partie, nous décrirons les différents processus décisionnels intégrant l'information. Les chapitres suivants (chapitres III, IV et V) reprennent quant à eux les principaux objectifs précédemment cités, tout en adaptant le cadre d'étude au modèle biologique utilisé. Chacun de ces chapitres débute par une préface détaillant les objectifs spécifiques, le modèle biologique utilisé, l'approche suivie, ainsi que les principaux résultats obtenus. Ces résultats sont ensuite présentés sous forme d'articles publiés, soumis ou en préparation pour des revues à comité de lecture. Le détail de la soumission est présenté au début de chaque article.

CHAPITRE II. La prise de décision : De l'optimalité à l'utilisation de l'information

1. LA THÉORIE DE L'APPROVISIONNEMENT OPTIMAL

1.1. Le comportement d'approvisionnement

1.1.1. La ressource et son utilité

La ressource est définie comme tout élément disponible en quantité limitée dont l'exploitation contribue à maintenir ou à augmenter la valeur adaptative (« *fitness* ») d'un organisme (Danchin, Giraldeau & Cezilly 2008; voir aussi Begon, Harper & Townsend 1990). En écologie comportementale, l'exploitation d'une ressource par les animaux est employée de manière large ; les partenaires sexuels, la nourriture ou bien les hôtes de ponte sont autant de ressources que les animaux cherchent à exploiter efficacement. Pour des organismes autotrophes comme les végétaux, la matière inorganique comme le carbone, l'azote ou des éléments minéraux représentent aussi une ressource qu'ils doivent exploiter de manière efficace.

Généralement, une ressource n'est disponible que de manière localisée, soit dans le temps, soit dans l'espace. Un agrégat (« *patch* ») est défini comme un objet définissant ses propres frontières (Overington & Greenway 1987). Cette notion fait référence à l'hétérogénéité du paysage. L'agrégat est défini comme l'unité de base en écologie du paysage mais ses limites dépendent de l'échelle considérée (Forman 1995; Burnett & Blaschke 2003). Le grain est l'échelle minimale à laquelle un individu perçoit l'hétérogénéité du paysage ainsi que la structure agrégative de la ressource (Kotliar & Wiens 1990; Farina 2006). Arditi et Dacorogna (1985) ont étendu l'étude du comportement d'approvisionnement au cas où la ressource est variable dans l'espace mais distribuée de manière continue et non discrète. En écologie comportementale, cette approche a fait l'objet de beaucoup moins de travaux théoriques et empiriques que dans le cas d'une distribution en agrégats.

La contribution d'un individu à la génération suivante (tant en termes génétiques que culturels) dépend de l'efficacité des décisions prises durant sa vie, la recherche de ressources étant un des éléments déterminant de ce lien intergénérationnel (Pyke, Pulliam & Charnov 1977; Pyke 1984). Pour cela, la sélection naturelle favorise chez les populations l'émergence et le maintien de stratégies qui permettent de maximiser le rendement d'exploitation d'une ressource (Stearns 1976; Noordwijk & Jong 1986). Une stratégie est définie comme « une combinaison de traits exprimés par un génotype et susceptibles d'être favorisés par la sélection naturelle dans un contexte écologique donné » (Outreman 2000). Nous nous focaliserons ici sur les traits comportementaux qui agissent sur l'efficacité d'exploitation de cette ressource.

1.1.2. Un comportement partagé par de nombreux organismes

La théorie de l'approvisionnement optimal cherche à déterminer les stratégies les plus aptes à maximiser l'exploitation d'une ressource par un individu (Mangel & Clark 1986). Elle a été appliquée à de nombreux organismes, des plantes à l'homme.

Chez certains organismes comme les insectes parasitoïdes, il existe un lien direct entre la recherche de la ressource et le succès reproducteur: plus une femelle rencontre des hôtes, plus elle pond des œufs et plus sa descendance sera nombreuse. Chez d'autres organismes, le gain énergétique extrait de l'exploitation d'une ressource n'est qu'indirectement lié à la valeur adaptative. Par exemple, le premier bénéfice que va extraire un prédateur de sa proie est énergétique. Dans ce cas, l'objectif du comportement d'approvisionnement sera la maximisation du gain énergétique et du nombre de descendants viables, bien que la fonction d'utilité ultime du comportement soit toujours la maximisation de la valeur adaptative (voir à ce sujet Pierce & Ollason 1987).

La notion de comportement d'approvisionnement a aussi été appliquée aux végétaux afin de décrire les patrons de croissance de racines (Bray 1954). Cette notion a ensuite été étendue à l'ensemble de l'appareil végétatif en considérant

les stratégies comportementales des végétaux face à l'hétérogénéité d'une ressource (Slade & Hutchings 1987a; b; Hutchings & Kroon 1994; McNickle, St. Clair & Cahill Jr 2009) ou lors de la sélection de l'hôte par les plantes parasites comme la cuscute (Kelly 1990, 1992; Koch, Binder & Sanders 2004). Certaines plantes modifient leur patron de croissance de manière à s'agréger dans les zones les plus riches de l'environnement (Hutchings & Kroon 1994). La valeur adaptative des plantes peut être estimée à la fois par leur succès reproducteur, mais aussi par d'autres paramètres tels que les patrons de croissance ou la biomasse produite (Antonovics & Ellstrand 1984; Pan & Price 2001). Il a en effet été démontré que chez les plantes aussi, l'exploitation d'une ressource contribue à leur valeur adaptative (Bazzaz 1996). Chez les plantes clonales par exemple, le nombre de graines tout comme le nombre de ramets produits sont considérés comme des descendants potentiels (Pan & Price 2001).

1.2. L'origine de la théorie

La recherche de la ressource est un sujet central et fondateur en écologie comportementale depuis les travaux de McArthur et Pianka (1966) ainsi que d'Elmen (1966), travaux à l'origine de la théorie de l'approvisionnement optimal. Ces deux travaux traitent de la sélection de proies et du choix des agrégats par des prédateurs. Au cours de l'exploitation d'une ressource, les organismes vivants sont confrontés à un ensemble de décisions. Pyke *et al.* (1977) ont établi quatre décisions majeures qu'un individu doit prendre lorsqu'il est confronté à l'exploitation d'une ressource :

- i – Quelles proies sélectionner ?
- ii – Quels agrégats visiter ?
- ii – Quand quitter un agrégat ?
- iv– Comment explorer l'habitat entre deux agrégats ?

Le processus décisionnel sera détaillé dans la section 2.2. Nous ne traiterons ici que du problème du temps de résidence dans un agrégat.

1.3. Le Théorème de la Valeur Marginale

Un des concepts les plus étudiés dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal est l'allocation du temps de résidence dans un agrégat (Charnov 1976).

1.3.1. Le principe du Théorème

Le théorème considère le cas où l'environnement est composé d'agrégats distincts contenant chacun une certaine quantité de la ressource disponible. L'individu visite les agrégats de manière successive. A l'entrée dans un agrégat, l'individu reçoit un gain énergétique brut instantané qui dépend de la densité de ressource. La ressource est alors exploitée en continu. Le rendement énergétique brut décroît au fur et à mesure de l'exploitation de l'agrégat. La ressource utilisée n'est pas remplacée après son utilisation (épuisement de la ressource, comme des proies prélevées par un prédateur). Le problème posé à l'individu est de décider de quitter l'agrégat au moment opportun afin de ne pas gaspiller de temps à exploiter une ressource disponible devenue de plus en plus rare. En effet, la ressource résiduelle devient de plus en plus difficile à trouver à l'intérieur d'un agrégat et il est nécessaire d'aller en exploiter un autre à un moment donné, s'il est probable que l'environnement contienne d'autres agrégats plus riches.

Le Théorème de la Valeur Marginale de Charnov (Marginal Value Theorem 1976) identifie le temps de résidence nécessaire dans chacun des agrégats afin de maximiser le rendement de l'individu tout au long de sa vie : celui-ci doit quitter un agrégat lorsqu'il atteint un rendement égal au gain moyen réalisable dans l'environnement, c'est la valeur marginale (Figure II-1). Graphiquement, le temps de résidence optimal (T_{opt}) correspond à l'abscisse du point de contact de la tangente à la courbe de gain brut cumulé dans l'agrégat et du gain moyen

dans l'environnement (Figure II-1). Par définition, un individu ne peut pas obtenir un meilleur rendement à long terme s'il part avant ou après ce moment. Le gain moyen dans l'environnement dépend principalement de deux paramètres : la qualité des agrégats et la fréquence de rencontre avec les agrégats.

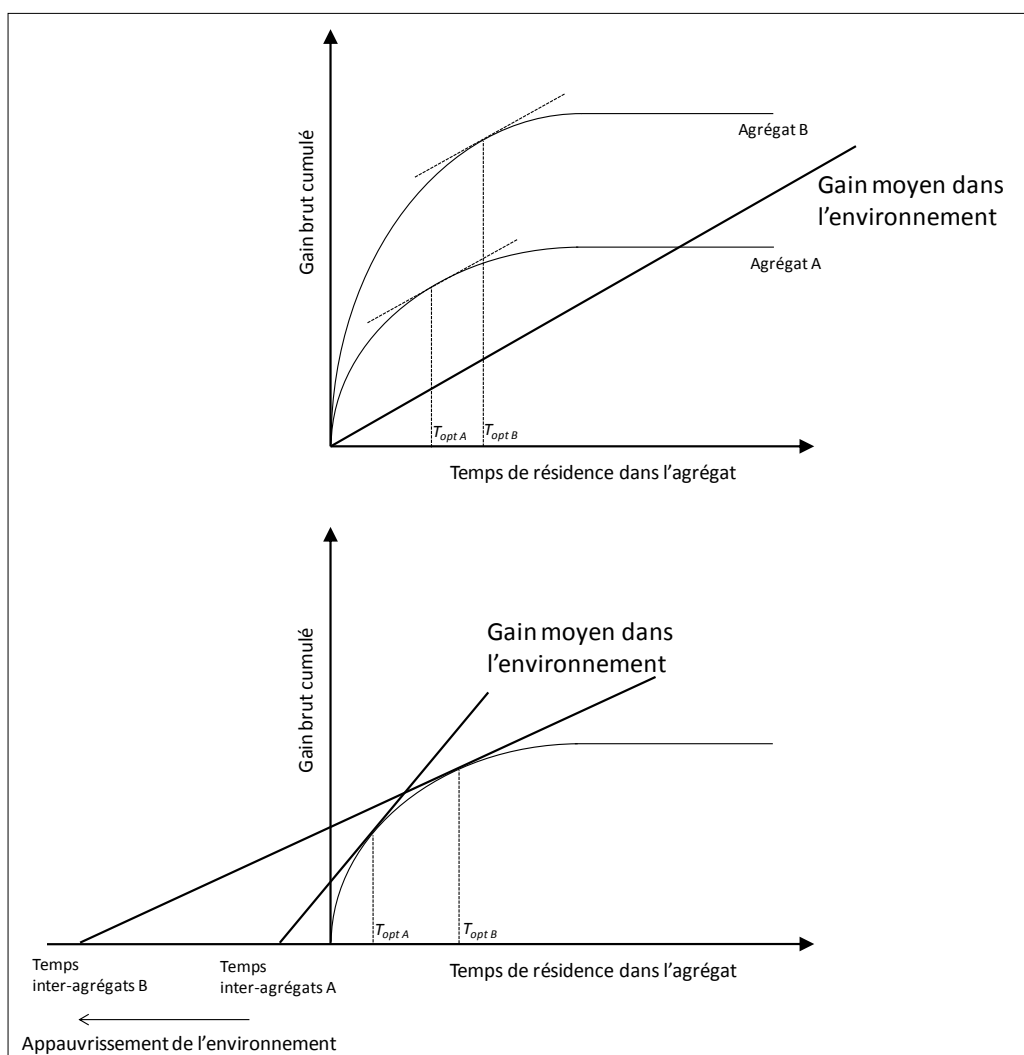


Figure II-1. Le Théorème de la Valeur Marginale ; d'après Charnov (1976), Kacelnik et Todd (1992). Haut : Le théorème identifie le temps de résidence optimal dans un agrégat en fonction du gain moyenne potentiellement réalisable dans l'ensemble de l'environnement. Bas : Le temps de résidence optimal dépend du temps de trajet inter-agrégats.

On peut relever trois conséquences majeures de cette règle de décision optimale (Hubbard & Cook 1978; McNair 1982; Kacelnik & Todd 1992). (i) Tous les

agrégats visités par l'individu sont abandonnés au même degré d'exploitation. La qualité résiduelle des agrégats correspond alors au gain moyen dans l'environnement. (ii) Si la qualité moyenne de l'environnement est stable dans le temps, plus l'agrégat est riche, plus le temps de résidence est long. (iii) Enfin, plus la distance inter-agrégats augmente (appauvrissement de l'environnement dans le temps), plus le temps de résidence augmente (Figure II-1). Il est en effet plus coûteux pour l'individu de quitter un agrégat lorsque le temps mis à en trouver un nouveau augmente, le temps passé hors de l'agrégat ne faisant que diminuer le rendement net de l'individu.

1.3.2. *Les applications du Théorème*

Les applications du Théorème de la Valeur Marginale de Charnov sont nombreuses et les prédictions du Théorème ont souvent été testées, quel que soit le modèle biologique étudié. La relation entre le temps de résidence dans un agrégat et la qualité de cet agrégat a été vérifiée à de nombreuses reprises, tout comme le départ de l'agrégat à un certain niveau d'épuisement constant (Stephens & Krebs 1986). Dans le cas d'une recherche alimentaire, les études ont principalement été menées chez les oiseaux (e.g. Krebs, Ryan & Charnov 1974; Pyke 1978), mais de nombreux autres modèles biologiques dont les mammifères ont aussi été utilisés dans ce contexte (Dunstone & O'Connor 1979; Laca *et al.* 1993; Jiang & Hudson 1993; Focardi, Marcellini & Montanaro 1996; Searle, Hobbs & Shipley 2005). Chez les insectes, le Théorème du Gain Marginal est appliqué non seulement à un contexte de prédation, mais aussi à l'étude des stratégies de reproduction, comme c'est le cas chez les insectes parasitoïdes femelles (Wajnberg, Fauvergue & Pons 2000). Cette approche n'est pas limitée aux femelles puisque certains auteurs ont relevé une durée de copulation chez les mâles du scatophage du fumier cohérente avec les prédictions du Théorème (e.g. Parker & Thompson 1980; Parker 1992), ou un temps de résidence de mâles *Trichogrammes* dépendant de la qualité de l'agrégat de femelles (e.g. Martel, Wajnberg & Boivin 2008).

Des végétaux ont aussi été utilisés afin de tester les prédictions du Théorème du Gain Marginal. Les plantes parasites dont la cuscute montrent par exemple un comportement d'approvisionnement sur des plantes hôtes cohérent avec les prédictions du Théorème : l'enroulement des tiges de la cuscute et la formation des haustoriums (organes permettant le prélèvement de substances de la plante hôte) sont proportionnels au rendement potentiel que la plante peut percevoir du parasitisme (Kelly 1990, 1992). Par extension, il a été montré que le Théorème de la Valeur Marginale pouvait être adapté aux patrons de croissance des systèmes racinaires : l'allocation de ressource dans le système racinaire est plus important dans un sol riche que dans un sol pauvre (Gleeson & Fry 1997; McNickle & Cahill 2009).

Enfin, bien que le lien étroit entre le comportement d'approvisionnement et la valeur adaptative ne soit pas aussi évident que chez d'autres espèces, le Théorème de la Valeur Marginale a donné lieu à de nombreuses publications chez l'Homme. Par exemple, le Théorème a été utilisé pour comprendre les stratégies de pêche (Begossi 1992) ou de transport de ressource (Metcalf & Barlow 1992) chez des sociétés humaines. Il a aussi été appliqué en archéologie afin de comprendre le comportement d'approvisionnement des Hominidés (Burger, Hamilton & Walker 2005), ou en sciences de l'information lors de la recherche d'information sur internet (Pirolli 2005; Pirolli & Card 1995; voir à ce sujet Hantula 2010).

1.4. *La prise en compte de la réalité biologique*

Le Théorème de la Valeur Marginale identifie le comportement optimal d'un individu dans les conditions détaillées ci-dessus. Cependant, certains écarts du comportement réellement observé ont été relevés par rapport aux prédictions, ainsi que certaines limites dans les conditions d'application.

1.4.1. Les écarts à la règle optimale

Sur 26 études testant les prédictions quantitatives du Théorème de la Valeur Marginale, Nonacs (2001) a relevé que 23 d'entre elles montrent des déviations par rapport aux prédictions, notamment un temps de résidence plus long en moyenne dans les agrégats visités dans 19 études portant sur des insectes, des oiseaux ou des reptiles. Une des principales explications avancées est que le Théorème ne prend en compte qu'une seule motivation des organismes : la recherche de la ressource. Les organismes observés dans des conditions expérimentales ou dans leurs milieux de vie peuvent avoir d'autres motivations, comme s'accoupler, éviter un prédateur, ou chercher un habitat favorable, sans que le comportement à l'intérieur d'un agrégat ne soit gouverné par la motivation à trouver une ressource. Différents auteurs ont montré que la recherche d'une ressource peut s'associer à un risque de prédation non négligeable. Dans cette situation, un compromis entre la recherche de ressource et l'évitement de la prédation entraînera une déviation du comportement par rapport au modèle optimal (Real & Caraco 1986; McNamara & Houston 1990; Houston, McNamara & Hutchinson 1993). Par exemple, les fleurs les plus attractives par un bourdon sont aussi celles qui présentent un plus grand risque de prédation par des araignées-crabes. Ainsi, le niveau d'exploitation des agrégats les plus riches sera plus faible que d'autres agrégats afin de réduire ce risque de prédation chez les bourdons (Jones 2010; Jones & Dornhaus 2011).

L'état de l'individu peut aussi influencer son comportement d'approvisionnement, l'écartant ainsi des prédictions du Théorème de la Valeur Marginale. Pour Nonacs (2001), l'état physiologique, l'âge ou encore le statut reproducteur des individus doivent être considérés comme des facteurs influençant le comportement d'approvisionnement (*e.g.* Clark 1980; Weisser 1994). Pour Benhamou (1993), l'état interne de l'individu a une influence primordiale dans le comportement d'approvisionnement si l'on considère la sensibilité au risque. Si l'état physiologique de l'individu est suffisant pour lui assurer sa survie, alors il devra être aversif au risque d'explorer un

environnement fortement variable et devra préférer explorer un environnement relativement stable. A l'inverse, lorsque son état physiologique n'est pas satisfaisant au regard du maintien de sa survie, alors l'exploration d'un environnement plus variable pourra lui fournir des opportunités pour augmenter le niveau d'énergie nécessaire à sa survie. Bien qu'éloigné des préoccupations premières du Théorème de la Valeur Marginale, ce résultat montre que les prédictions d'un modèle d'approvisionnement optimal doivent prendre en compte la réalité biologique comme l'état physiologique de l'individu (Caraco 1981; Stephens & Charnov 1982).

Dans certains cas, la fonction même du Théorème de la Valeur Marginale ne correspond pas à la réalité biologique. Le Théorème suppose que le gain net perçu par l'individu à l'intérieur d'un agrégat décroît de manière régulière jusqu'à atteindre un plateau. Searle *et al.* (2005) font remarquer que cette fonction de gain utilisée par Charnov ne correspond pas à la situation réellement effective chez les mammifères ruminants. Chez ces derniers, l'épuisement de la ressource dans un agrégat semble être marginale et la fonction décrivant l'évolution du gain net durant le temps de résidence dans l'agrégat serait plus à même d'être linéaire (Illius & Fryxell 2002; Searle, Vandervelde *et al.* 2005).

Enfin, le Théorème de la Valeur Marginale est basé sur le gain net perçu à l'intérieur de l'agrégat. Cependant, le temps passé à l'intérieur d'un agrégat n'est pas exclusivement consacré à la recherche active de la ressource. Par exemple, Illius *et al.* (2002) font remarquer qu'un individu peut marquer des pauses à l'intérieur d'un agrégat, afin de détecter la présence d'un risque potentiel (par exemple la présence de prédateurs). La fonction de gain obtenue sera donc décroissante, non pas à cause de l'épuisement de la ressource, mais à cause du temps passé à la surveillance.

1.4.2. *La stochasticité*

La distribution de la ressource entre les différents agrégats n'est pas prise en compte dans le Théorème de la Valeur Marginale (Green 2006; Pierre & Green 2008). Afin de tenir compte de la réalité écologique, Oaten (1977) propose une modification de ce Théorème en considérant une distribution discrète de la ressource, ainsi qu'une rencontre aléatoire avec celle-ci. En introduisant la stochasticité, il montre que dans un environnement variable, l'individu peut optimiser son rendement en se basant sur certaines informations comme la distribution de la ressource entre les agrégats ou le temps inter-agrégats. Dans ce cas, l'information perçue et utilisée par l'individu est un facteur de maximisation du gain par rapport à un individu insensible à l'information ; le comportement optimal étant alors atteint lorsque l'individu possède une information complète sur la qualité des agrégats.

1.4.3. *L'omniscience de l'individu*

Pour réaliser la règle optimale prédite par le Théorème, Charnov suppose que l'individu possède une information complète sur le gain moyen réalisable dans l'environnement. Oaten (1977) considère que l'individu possède une information complète sur la variabilité de l'environnement, la distribution de la ressource entre les différents agrégats, et le temps inter-agrégats. L'individu utilise uniquement l'information perçue à l'intérieur d'un agrégat pour en estimer sa qualité. Le gain moyen accessible dans l'environnement entier n'est pas connu, en général, par les individus. McNamara et Houston (1985) démontrent cependant que celui-ci peut converger vers la règle de départ prévue par le Théorème en utilisant l'information récoltée durant sa propre expérience. L'information biologique a donc été intégrée à l'approche optimale depuis les premiers travaux théoriques et représente maintenant un axe majeur d'études en écologie comportementale.

2. L'INFORMATION BIOLOGIQUE

L'information biologique est un élément central dans le contexte de l'approvisionnement optimal, lorsque l'on souhaite prendre en compte la réalité écologique. Elle est en effet indispensable à la réalisation d'un comportement optimal afin de répondre aux contraintes de l'environnement. Nous détaillerons dans cette section ce que l'on entend par information biologique et comment cette notion est intégrée dans l'étude du comportement d'approvisionnement.

2.1. *Qu'est-ce que l'information biologique ?*

L'information biologique est inhérente à tout système biologique. Elle est présente à toutes les échelles de fonctionnement des systèmes vivants, de la molécule à l'écosystème. De nombreuses définitions existent dans la littérature dans les domaines aussi variés que la biologie moléculaire, la biologie du développement ou l'écologie comportementale (Smith 2000; Wagner & Danchin 2010). Le concept de l'information biologique a fait l'objet d'au moins sept revues littéraires depuis dix ans (Danchin *et al.* 2004; Dall *et al.* 2005; Vos *et al.* 2006; Valone 2007; Seppänen *et al.* 2007; Bonnie & Earley 2007; Schmidt, Dall & Gils 2010). De manière générale, nous retiendrons ici que l'information permet de réduire l'incertitude sur une connaissance donnée (Shannon & Weaver 1998; Danchin *et al.* 2004). Cette définition large ne se limite pas aux organismes dotés d'un système nerveux, et peut aussi bien s'appliquer à toute autre forme de vie (Danchin, Giraldeau & Wagner 2008). En effet, les plantes ou les micro-organismes perçoivent aussi leur environnement biotique et abiotique au travers de systèmes de détection plus ou moins complexes et y répondent de manière adaptée.

2.2. L'information et son utilité

2.2.1. La diminution de l'incertitude et l'estimation

La principale fonction de l'information biologique est de diminuer l'incertitude de l'individu sur l'état réel de son environnement et d'anticiper son état futur (Dall *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 2010). Dans le cas de l'exploitation d'une ressource, l'information est d'autant plus utile que les organismes évoluent dans un environnement hétérogène, où leurs capacités d'adaptation sont mises à l'épreuve (Dall & Cuthill 1997). L'estimation des paramètres environnementaux, tels que la variabilité dans la qualité des agrégats, est le processus par lequel un organisme évalue l'information perçue et la convertit en un « état informationnel » (Blumstein & Bouskila 1996). Le traitement de l'information a donc pour but de mettre à jour la représentation de l'environnement, et ce, à toute échelle de temps et d'espace pertinente pour l'individu (Dall & Cuthill 1997).

2.2.2. La place de l'information dans le processus décisionnel

La décision est un choix non prévisible entre une série d'actions. Le processus décisionnel se base sur l'information disponible afin d'estimer la valeur de différents paramètres environnementaux (Blumstein & Bouskila 1996). Quelques-uns des nombreux stimuli potentiels présents dans l'environnement sont perçus par l'individu au travers d'un filtre sensoriel. Seuls les stimuli perçus par l'individu vont permettre à celui-ci d'estimer l'état de son environnement (Figure II-2). La sélection d'un comportement face à la représentation de l'environnement aboutit à la prise de décision en se basant sur des règles décisionnelles. Les règles décisionnelles proposées dans le contexte de l'approvisionnement optimal sont détaillées dans la section 3.1.

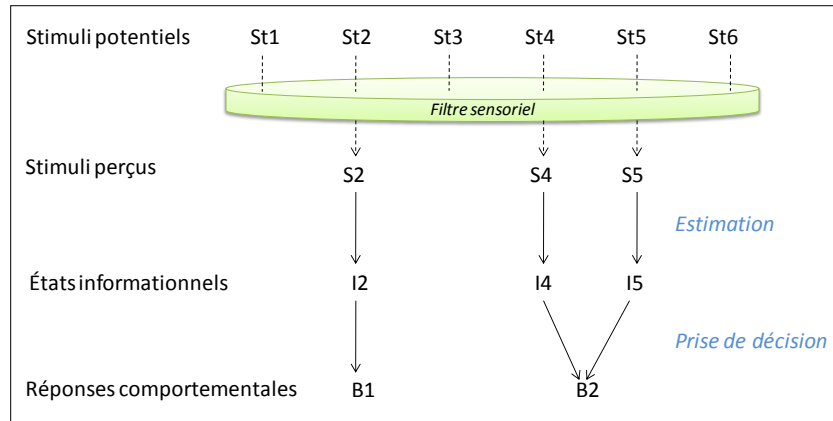


Figure II-2. Schéma du processus décisionnel; modifié d'après Blumstein et Bouskila (1996). Différents stimuli perçus par l'individu au travers d'un filtre sensoriel permettent l'estimation des paramètres environnementaux à la base des prises de décision.

2.2.3. La décision rationnelle

La prise de décision est généralement assimilée à un processus de sélection d'un comportement en fonction de la balance coûts/bénéfices des différents comportements possibles (Dill 1987; Lima & Dill 1990). Selon Glimcher (2003) ou Körding (2007), la prise de décision peut être réduite à « l'art d'identifier la voie qui mènera à l'utilité la plus élevée ». La prise de décision rationnelle sera dictée par le processus de maximisation de l'espérance de gain par rapport à une fonction d'utilité donnée. En écologie comportementale, la notion de rationalité fait référence à son usage courant en économie, où la décision est contrainte par les coûts et les bénéfices potentiels (Rieskamp, Busmeyer & Mellers 2006). Dans ce contexte, l'individu est considéré comme étant un « maximiseur rationnel » (Glimcher 2003) : tout être capable de penser rationnellement cherche à maximiser ses gains, ou une utilité (représentation du gain par l'individu) en minimisant ses pertes.

La fonction ultime du comportement d'approvisionnement est définie en terme de valeur adaptative (espérance mathématique du nombre de descendants viables et reproducteurs (Haldane 1932)), même si l'on peut définir des fonctions d'utilité intermédiaire (par exemple le gain énergétique). La rationalité écologique consiste donc à maximiser la valeur adaptative d'un

individu ; c'est une fonction d'utilité selon les théories économiques (Kacelnik 2006).

2.3. La valeur de l'information

Lorsque la ressource est distribuée de manière hétérogène dans l'environnement, l'information est souvent perçue comme un facteur de maximisation de la valeur adaptative de l'individu (Donaldson-Matasci, Bergstrom & Lachmann 2010; McNamara & Dall 2010). En effet, l'imprévisibilité des conditions environnementales rend la prise de décision aléatoire si celle-ci n'est pas basée sur une connaissance précise de la distribution de la ressource. Il est admis que la valeur de l'information est définie par la différence entre le gain obtenu lorsque la prise de décision prend en compte cette information et le gain obtenu par une prise de décision lors d'un état non informatif (Gould 1974; Koops 2004; Goodale *et al.* 2010). Stephens (1989) propose de considérer le coût engendré par une prise de décision d'un individu qui tient compte de l'information incomplète qu'il possède par rapport à la décision optimale d'un individu connaissant précisément l'état de l'environnement. La valeur de l'information est donc définie par (i) sa qualité et par (ii) le gain engendré par l'état informé. Ces deux paramètres doivent être considérés dans l'élaboration des décisions durant l'exploitation d'une ressource. Selon Dall *et al.* (2005), l'utilisation de l'information par un individu est subordonnée aux coûts engendrés par sa collecte (Figure II-3). Lorsque le coût de la collecte de l'information dépasse la valeur de la décision prise sans cette information, alors l'individu n'a pas intérêt à la collecter. La collecte de l'information n'est donc valable pour un individu que lorsque sa collecte entraîne un gain supérieur à sa non collecte.

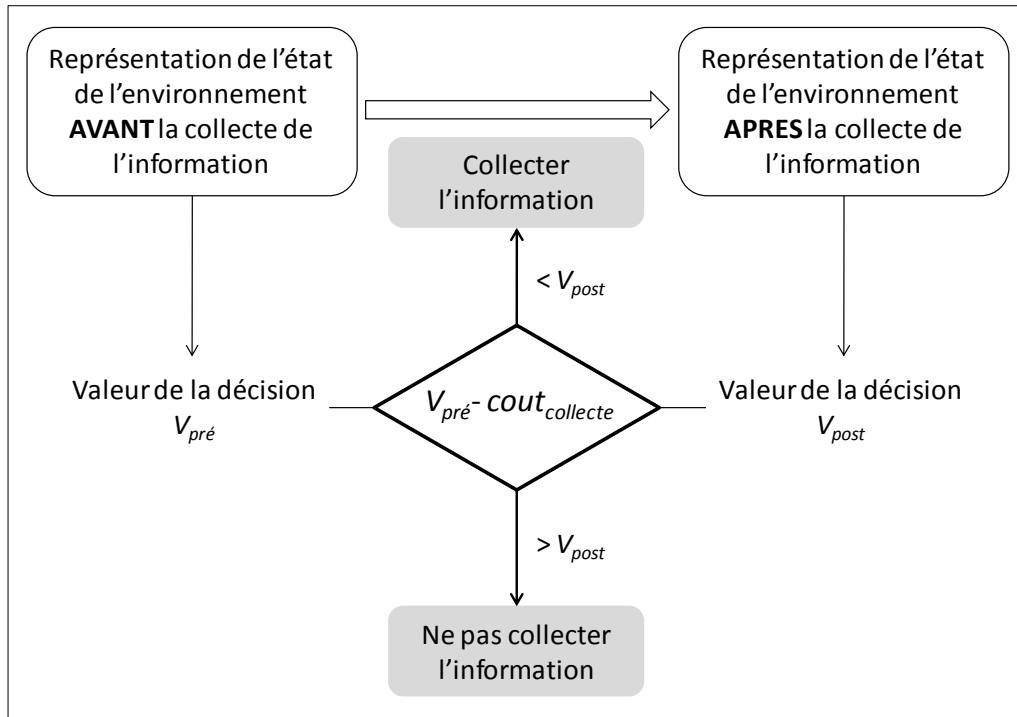


Figure II-3. Le coût de l'information et sa collecte ; modifié d'après Dall et al. (2005). L'individu doit collecter de l'information si le coût engendré par cette collecte ne dépasse pas les gains engendrés par la prise de décision sous-jacente.

2.4. L'origine de l'information biologique

Lors de la recherche de ressource, l'information biologique utilisée par un individu peut provenir soit de l'adaptation de celui-ci à son environnement (information génétique), soit d'une acquisition durant sa vie (on parlera alors d'échantillonnage). Lorsque les individus évoluent dans des conditions environnementales similaires à celles de leurs ancêtres, certains auteurs considèrent qu'ils ont la capacité de se comporter « comme si » ils possédaient une connaissance *a priori* de leur environnement, sans aucune expérience antérieure (McNamara *et al.* 2006; Mery & Burns 2010). L'information biologique peut alors provenir de l'adaptation des générations précédentes aux conditions de vie moyennes de l'environnement. On parle dans ce cas d'information génétique. Cependant, cette information ne sera valable pour l'individu que dans le cas où les conditions environnementales présentes sont similaires à celles vécues par ses ancêtres (McNamara *et al.* 2006). Lorsque

l'environnement devient imprévisible durant la vie de l'individu, alors celui-ci doit utiliser d'autres sources d'information (Valone 1991). Un individu peut acquérir de l'information au cours de sa vie de différentes manières : en interagissant directement avec son environnement (information personnelle issue de l'échantillonnage), en observant les interactions des autres individus avec l'environnement (information sociale, dite information publique) (Danchin *et al.* 2004; Dall *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 2010) ou bien encore en percevant son état interne (Figure II-4).

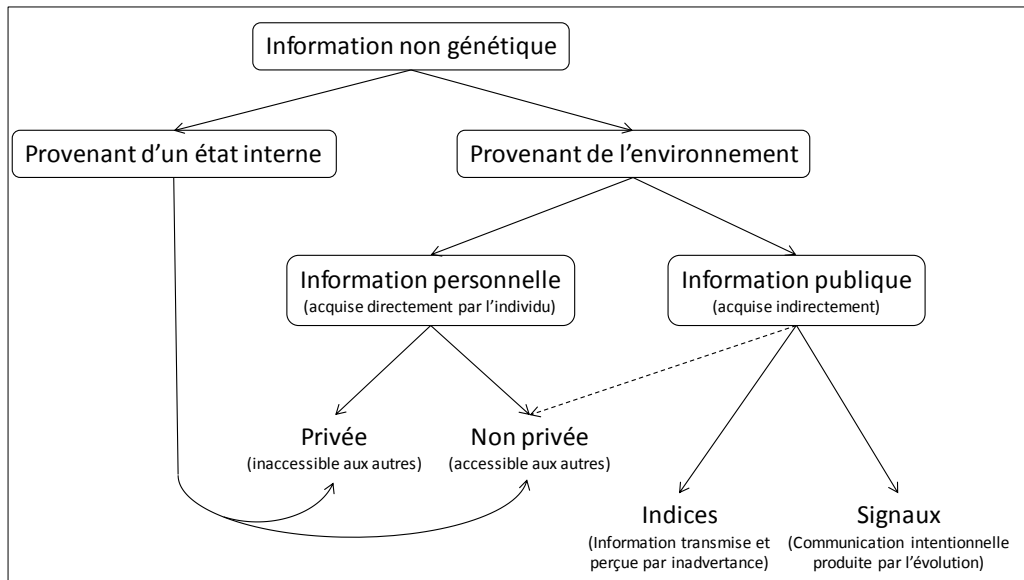


Figure II-4. Les différentes sources d'informations non génétiques; modifié d'après Danchin *et al.* (2004), Dall *et al.* (2005), Wagner et Danchin (2010).

3. S'APPROVISIONNER EN ÉTANT INFORMÉ

L'information est un élément clé de la vie des organismes. Elle permet d'ajuster leur comportement aux conditions réelles de vie. La perception de l'information faisant appel à l'écologie sensorielle, nous ne détaillerons ici que son traitement dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal. Le traitement de l'information peut faire appel à des systèmes complexes, mais des processus simples tendent vers un comportement d'approvisionnement optimal, sans nécessiter quelque capacité de calcul neuronique que ce soit. Nous verrons

quelles informations un individu peut percevoir et utiliser afin d'ajuster son comportement d'approvisionnement en se focalisant sur la prise de décision de quitter un agrégat.

3.1. Les règles décisionnelles et l'information nécessaire

Le Théorème de la Valeur Marginale de Charnov (1976) définit *quand* un individu doit quitter un agrégat. Il n'apporte aucun élément sur *la manière* dont les organismes peuvent atteindre ce comportement optimal. A l'intérieur d'un agrégat, la seule information que le Théorème intègre est le gain net instantané. Il ne prend pas réellement en considération les informations que sont le temps passé dans l'agrégat, ni la quantité de ressources déjà récoltées (hormis dans le calcul du gain net cumulé). Or, nous avons vu que l'information est un facteur important de maximisation de la valeur adaptative. Comment cette information est-elle intégrée dans le processus décisionnel aboutissant au départ de l'agrégat ?

3.1.1. Le temps et la quantité de ressource trouvée

Différents auteurs ont proposé des règles de décision réalisables par un individu en se basant sur deux informations accessibles durant l'exploitation d'un agrégat : le temps et la quantité de ressource trouvée (Figure II-5).

Krebs (1973) propose que l'individu quitte un agrégat lorsqu'un certain nombre d'items ont été trouvés (règle du nombre fixe, Figure II-5a). Cette règle est indépendante du temps que l'individu passe dans l'agrégat. Gibb (1962), dans un travail précurseur, avait proposé une règle de départ basée sur le temps de résidence dans l'agrégat : l'individu quitte un agrégat après y être resté un temps donné (règle du temps fixe, Figure II-5b). Un individu qui suit cette règle est insensible au nombre d'items rencontrés dans l'agrégat et semble donc être efficace dans un environnement faiblement variable, comme l'a montré Valone et Brown (1989) chez des Mammifères et des Oiseaux. Krebs *et al.* (1974) ont proposé une autre règle basée sur le temps dans l'agrégat : un individu quitte un

agrégat s'il ne rencontre pas d'item au bout d'un certain temps (règle du délai d'abandon fixe, Figure II-5c). L'information utilisée pour cette règle est uniquement le temps écoulé depuis la dernière capture.

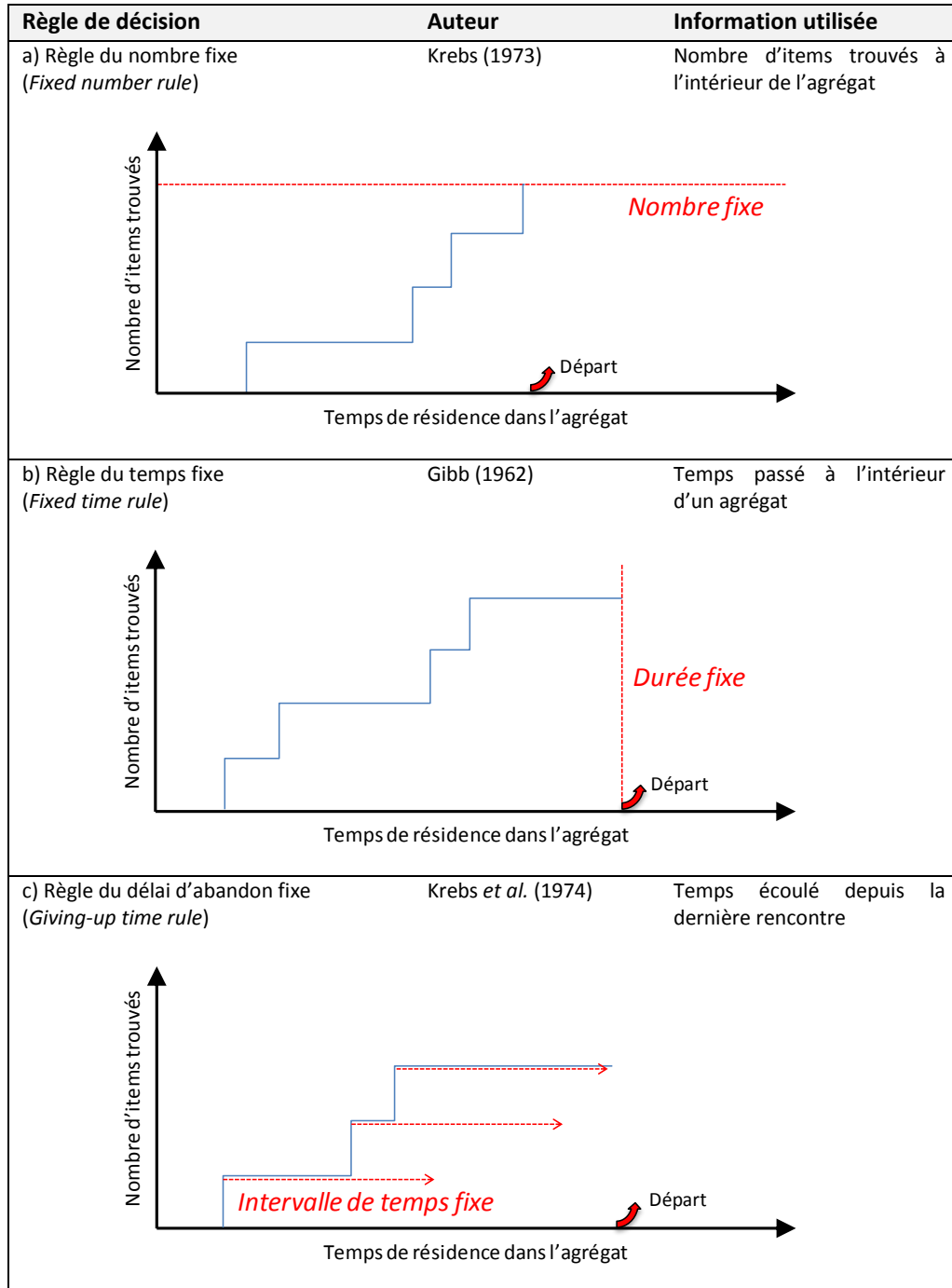


Figure II-5. Les trois règles de décision simples de départ de l'agrégat, basées sur des informations simples : a- la quantité de ressource trouvée, b- le temps de résidence dans l'agrégat, c- le temps écoulé depuis la dernière rencontre.

Ces règles ne permettent pas de combiner plusieurs informations élémentaires perçues par les organismes, comme la quantité de ressource déjà récoltée et le temps de résidence dans l'agrégat. Pour de nombreux auteurs, ces règles ne sont donc pas optimales au regard de l'expérience acquise dans un agrégat et de l'information réellement disponible par l'individu (Iwasa *et al.* 1981; Green 1984; van Gils *et al.* 2003). C'est pour cette raison qu'elles ne sont plus appliquées au comportement d'approvisionnement depuis plusieurs décennies maintenant. Le problème majeur des individus est de percevoir la qualité de l'agrégat dans lequel ils se trouvent afin d'ajuster leur comportement d'approvisionnement, un problème absent des trois règles proposées.

3.1.2. La qualité estimée de l'agrégat

L'information biologique permet à l'individu d'avoir une représentation réaliste de l'état de son environnement. Des auteurs ont intégré l'information perçue par l'individu afin d'estimer la qualité d'un agrégat et donc de définir des règles de départ cohérentes avec un comportement optimal.

De nombreux indices et signaux sont perçus à l'entrée dans l'agrégat et permettent à l'individu d'en percevoir sa qualité. C'est le cas par exemple des indices chimiques résultant de l'activité d'un individu (alimentation, excrétion, mouvement...) et perçus par un autre individu afin de provoquer une réponse comportementale (*e.g.* Dicke & Sabelis 1988). La qualité d'un agrégat peut être estimée par les insectes prédateurs ou parasitoïdes à l'aide d'indices chimiques, visuels ou physiques (Shaltiel & Ayal 1998; Doumbia, Hemptinne & Dixon 1998; Tentelier, Desouhant & Fauvergue 2006). Des indices visuels ou olfactifs sont aussi utilisés par des mammifères et des oiseaux afin de déterminer la quantité de ressource initiale contenue dans un agrégat (Valone & Brown 1989).

Lorsque les individus ont la capacité de percevoir la qualité des agrégats, alors ils peuvent décider de les quitter au même niveau de profitabilité en fonction du nombre d'items qu'ils y auront trouvé (van Gils *et al.* 2003). La règle de départ

d'un tel individu a été définie par Brown (règle de la densité donnée, GUD 1988). Olsson et Holmgren (1998) montrent qu'un individu qui se base sur une estimation potentielle de la qualité résiduelle de l'agrégat augmentera son rendement par rapport à celui qui perçoit uniquement le rendement instantané au temps t dans celui-ci (McNamara 1982; Green 1988; Olsson & Holmgren 2000).

L'estimation de la qualité d'un agrégat permet donc à un individu d'ajuster son comportement d'approvisionnement. Mais cette estimation dépend de la variabilité dans la qualité des agrégats. De nombreux auteurs ont étudié comment une nouvelle information perçue permet de mettre à jour l'estimation. Ce processus fait appel à la mise à jour bayésienne.

3.2. La mise à jour bayésienne de l'information

3.2.1. La théorie bayésienne de la décision

Le théorème de Bayes tient son nom du prêtre et mathématicien Thomas Bayes (1702-1761). Il permet de calculer des probabilités ou des paramètres de distributions de probabilités à partir d'observations (calcul des probabilités conditionnelles). Nous avons vu que l'information biologique provient de l'adaptation des organismes ou d'un échantillonnage. La mise à jour bayésienne est un outil mathématique qui permet de combiner ces deux informations afin d'estimer de manière plus précise un paramètre de distribution de probabilités. L'information mise à jour est en général plus précise que celle reposant uniquement sur une simple observation du monde.

Cette approche a été utilisée à plusieurs reprises afin d'étudier le processus décisionnel (Oaten 1977; Green 1980; McNamara & Houston 1980; Luttbeg 1996; Trimmer *et al.* 2011). Lorsque qu'elle est appliquée au comportement d'approvisionnement, la théorie de la décision bayésienne considère que l'individu possède une sorte d'*a priori* sur les états possibles du monde (par exemple, une distribution possible de la qualité des différents types d'agrégats).

McNamara *et al.* (2006) soutiennent l'hypothèse que les animaux puissent avoir une telle opinion *a priori* (on parlera de *croyance* chez les acteurs bayésiens humains), issue soit d'un échantillonnage précédant l'arrivée dans l'agrégat, soit de l'adaptation à des environnements ancestraux (information génétique). La mise à jour bayésienne fait appel à une multitude de processus sensoriels, cognitifs et physiologiques (Dall *et al.* 2005). Nous retiendrons ici que tout fait induisant une modification chez l'individu (consommation d'une proie, observation de la fuite d'un voisin, s'accoupler...) peut générer cette information *a posteriori*. L'information génétique n'est pas la seule à servir de représentation *a priori*, puisque la propre expérience de l'individu façonne une connaissance de l'environnement qui va elle-même servir d'idée *a priori* pour les échantillonnages ultérieurs.

De manière formelle, le théorème de Bayes permet de calculer une probabilité qu'un évènement A se produise en sachant qu'un autre évènement B s'est lui-même produit. Sans aucune information sur l'état du monde, la probabilité que l'évènement A se produise est la probabilité *a priori*, noté $P(A)$. Un évènement B a une probabilité $P(B|A)$ de se réaliser si l'évènement A est lui-même observé. Alors, lorsque l'évènement B est réalisé, la probabilité *a posteriori* de l'évènement A est donnée par l'équation suivante :

$$P(A|B) = \frac{P(B|A)P(A)}{P(B)}.$$

Notons que ce théorème est une application directe du théorème des probabilités totales. Le théorème de Bayes permet donc de mettre à jour une connaissance sur la réalisation d'un évènement (ici A) d'une connaissance *a priori* (antérieure à l'évènement observé B) vers une connaissance *a posteriori* ($P(A|B)$).

Il peut être appliqué afin de préciser une connaissance sur la probabilité d'occurrence d'un évènement ou bien sur les paramètres de distribution de

probabilités. Dans ce cas, une connaissance *a priori* nulle sur une distribution de probabilités pourra être par exemple une loi uniforme qui sera modifiée pour converger vers une loi informative correspondant à l'état réel du monde (Figure II-6).

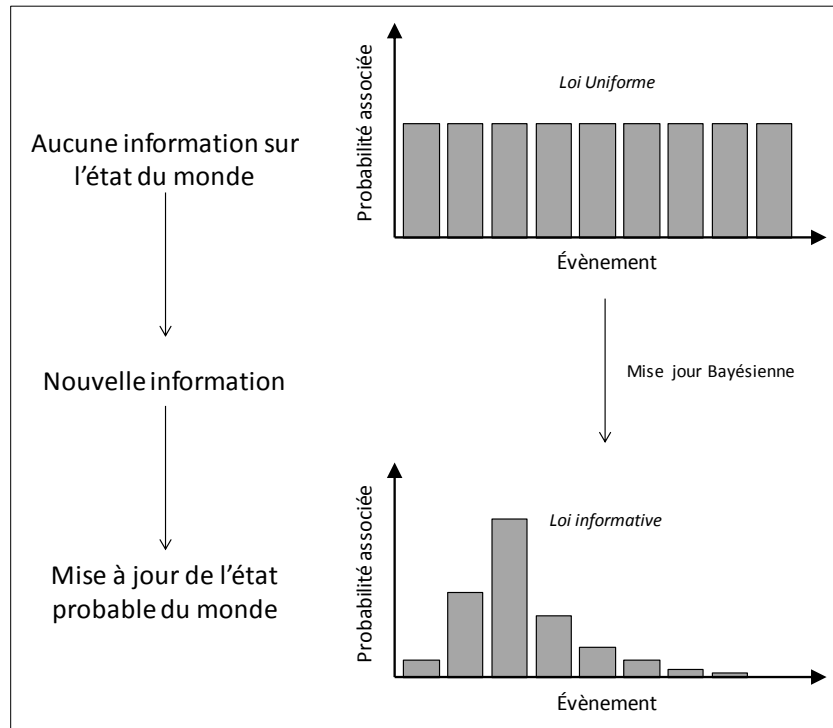


Figure II-6. Le principe de la mise à jour bayésienne appliqué à la mise à jour des paramètres de distribution de probabilités. Une information est intégrée dans la mise à jour d'une connaissance *a priori* du monde (un état non informatif devenant informatif).

3.2.2. De la mise en évidence d'un processus aux limites d'une métaphore

De nombreuses preuves à l'appui d'un comportement bayésien ont été relevées dans la littérature (Tableau II.1). Un comportement bayésien peut être mis en évidence par deux approches différentes (Valone 2006) : en confrontant le comportement réellement observé aux prédictions d'un modèle bayésien de prise de décision, ou en modifiant l'information *a priori* de l'individu et en observant les conséquences sur le comportement. Valone (2006) a ainsi relevé 13 espèces (oiseaux, mammifères, poissons et crustacés) dont le comportement

semble cohérent avec une mise à jour bayésienne de l'information. Nous pouvons y ajouter quatre espèces dont le comportement bayésien a été récemment mis en évidence (Tableau II.1).

Comportement cohérent avec un modèle bayésien (estimation dépendante de l'information mise à jour), en comparaison avec des modèles non bayésiens		
Oiseaux	Bécasseau maubèche (<i>Calidris canutus</i>)	Van Gils <i>et al.</i> (2003)
	Colombe inca (<i>Columbina inca</i>)	Valone (1991)
	Grue cendrée (<i>Grus grus</i>)	Alonso <i>et al.</i> (1995)
	Pic épeichette (<i>Dendrocopos minor</i>)	Olsson <i>et al.</i> (1999)
Poisson	Roucaou (<i>Symphodus tinca</i>)	Luttbeg et Warner (1999)
Mammifères	Rat kangourou (<i>Dipodomys merriami</i>)	Valone et Brown (1989)
	Souris à poches (<i>Perognathus amplus</i>)	Valone et Brown (1989)
	Écureuil terrestre à queue ronde (<i>Spermophilus tereticaudus</i>)	Valone et Brown (1989)
	Dègue du Chili (<i>Octodon degus</i>)	Vásquez <i>et al.</i> (2006)
Insectes	Guêpe parasitoïde (<i>Leptomastix dactylopii</i>)	Pierre <i>et al.</i> (2003)
	Bourdon fébrile (<i>Bombus impatiens</i>)	Biernaskie <i>et al.</i> (2009)
Effet d'une modification de l'information <i>a priori</i> sur le comportement		
Oiseaux	Canard colvert (<i>anas platyrhynchos</i>)	Klaassen <i>et al.</i> (2007)
	Pic mineur (<i>Picoides pubescens</i>)	Lima (1984)
	Étourneau sansonnet (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Lima (1985)
	Colibri à gorge noire (<i>Archilochus alexandri</i>)	Valone (1992)
	Perruche ondulée (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	Valone et Giraldeau (1993)
Crustacé	Gammare (<i>Gammarus lawrencianus</i>)	Hunte <i>et al.</i> (1985)

Tableau II-1. La mise en évidence d'un comportement bayésien chez les animaux ; d'après Valone (2006) et revue littéraire. Haut : Le comportement est confronté aux prédictions de modèles bayésiens ou non bayésien. Bas : Le comportement est observé suite à une modification de l'information *a priori* sur l'environnement.

Les différentes études citées montrent (i) qu'un modèle bayésien peut décrire le comportement d'organismes de manière plus réaliste que d'autres modèles non bayésiens (basés sur l'omniscience ou sur des règles décisionnelles déterministes de type GUT) et (ii) que certains organismes sont sensibles à la représentation *a priori* de leur environnement et mettent à jour leur représentation durant un échantillonnage de la ressource. Mais comme l'a noté Valone (2006), ces résultats présentent un biais taxonomique important puisqu'elles portent principalement sur le comportement d'approvisionnement d'oiseaux (9 études sur 17). Pour Valone (2006), une investigation plus poussée des comportements convergeant avec la mise à jour bayésienne est nécessaire, en élargissant le spectre des modèles d'étude. Valone (2006) relève un déséquilibre important dans la littérature existante, entre la diversité des travaux théoriques sur l'estimation bayésienne et le faible nombre de travaux empiriques montrant que les organismes utilisent une information nouvelle afin de mettre à jour leur connaissance *a priori* de leur environnement.

Bien que la mise à jour bayésienne soit utilisée afin de décrire le processus de traitement de l'information chez les organismes vivants, il ne s'agit là que d'une métaphore. L'individu bayésien qualifie celui qui modifie son comportement « comme si » l'évaluation de son environnement était modifiée par l'expérience (Pierre & Green 2008). Dans le cadre de la décision bayésienne, McNamara *et al.* (2006) posent le problème ainsi : Comment identifier si un animal est bayésien puisqu'il ne nous est pas possible d'observer de manière directe les constructions mentales à l'œuvre lors de la recherche d'une ressource ? Pour les auteurs, il ne sera probablement jamais possible d'observer si un organisme possède une représentation *a priori* de l'état de son environnement ainsi qu'un processus de mise à jour de cette représentation. Pour McNamara *et al.* (2006), un comportement cohérent avec une mise à jour bayésienne ne requiert pas nécessairement une construction mentale correspondante. Celui-ci peut être implémenté par une simple dépendance de l'expérience passée et présente.

3.2.3. L'estimation bayésienne de la qualité de l'agrégat

Parce que l'environnement varie dans le temps et dans l'espace, les organismes n'en ont qu'une connaissance incomplète. Dans le cas d'une ressource répartie en agrégats, on considère que l'individu possède une idée *a priori* de la distribution de la ressource entre les différents agrégats. Durant l'exploration de son environnement, l'individu acquiert de l'information sur la qualité des agrégats successivement visités, la quantité de ressource présente et le temps passé à la trouver. Lorsque l'individu arrive dans un nouvel agrégat, la probabilité que l'agrégat soit d'une qualité donnée correspond à la fréquence de rencontre de ce type d'agrégat dans l'environnement. Cette information sert d'idée *a priori* dans la théorie bayésienne (McNamara *et al.* 2006).

La mise à jour bayésienne a été appliquée afin d'estimer la qualité d'un agrégat en fonction d'une information *a priori* et d'un échantillonnage actif de la ressource répartie de manière variable. Un des modèles bayésiens les plus cités aujourd'hui est celui d'Iwasa *et al.* (1981). Il permet d'estimer de manière précise la qualité résiduelle d'un agrégat au temps t dans celui-ci. L'estimateur bayésien de la qualité résiduelle d'un agrégat dépend de la distribution de la ressource dans l'environnement (Iwasa *et al.* 1981; Olsson 2006) (Figure II-7).

Dans le cas le plus simple où la ressource est distribuée de manière parfaitement homogène entre les différents agrégats (elle suit une distribution uniforme discrète), l'estimateur bayésien du nombre n d'items restant dans l'agrégat ne dépend que du nombre d'items déjà trouvés. La qualité initiale d'un agrégat correspond à la moyenne de la loi uniforme, et l'estimateur décroît d'une unité à chaque item découvert (Figure II-7a). L'individu peut donc estimer de manière certaine la qualité d'un agrégat et ajuster sa prise de décision en conséquence.

Lorsque l'environnement ne contient que deux types d'agrégats (des agrégats riches et des agrégats pauvres), l'estimation de la qualité de l'agrégat visité sera facilitée (McNamara & Houston 1980; McNamara 1985; Olsson 2006). En

effet, au-delà de la quantité de ressource présente dans l'agrégat le plus pauvre, l'individu est certain qu'il se trouve dans l'agrégat le plus riche. Dans le cas le plus courant où les agrégats contiennent une quantité de ressource variable, l'individu ne peut avoir une estimation parfaite de la qualité de l'agrégat visité. Seule une idée *a priori* peut être utilisée à l'entrée dans l'agrégat. Lorsque la distribution de la ressource entre les différents agrégats suit une loi binomiale, la variance de la qualité des agrégats est plus faible que la qualité moyenne. Cette loi décrit donc une distribution régulière de la ressource entre les agrégats. Iwasa *et al.* (1981) ont montré que l'estimateur bayésien est surtout sensible au nombre d'items rencontrés dans l'agrégat, le temps de résidence n'influençant que peu l'estimateur (Figure II-7b). Quand q (probabilité d'échec de la loi binomiale) tend vers 1, la ressource devient de plus en plus homogène entre les agrégats. Dans le cas particulier où $q = 1$, la qualité est constante d'un agrégat à l'autre et l'estimateur suit le premier cas détaillé (Figure II-7a).

Lorsque la distribution de la ressource suit une loi binomiale négative, la variance est supérieure à la moyenne. Cette loi décrit une distribution agrégative : la ressource est présente en quantité dans quelques agrégats uniquement. Cette distribution est fréquemment observée dans la nature (Pielou 1969; Southwood & Henderson 2000). Dans ce cas, l'estimateur bayésien est une fonction décroissante du temps de résidence et croissante du nombre d'items rencontrés (Iwasa *et al.* 1981). La découverte d'un item augmente la vraisemblance pour que l'individu se trouve dans un agrégat riche (Figure II-7c). Lorsque la loi binomiale négative converge vers la loi de poisson, l'estimateur bayésien ne dépend plus que du temps de résidence et devient insensible au nombre d'items rencontrés (Figure II-7d). La découverte d'un item n'apporte alors plus aucune information.

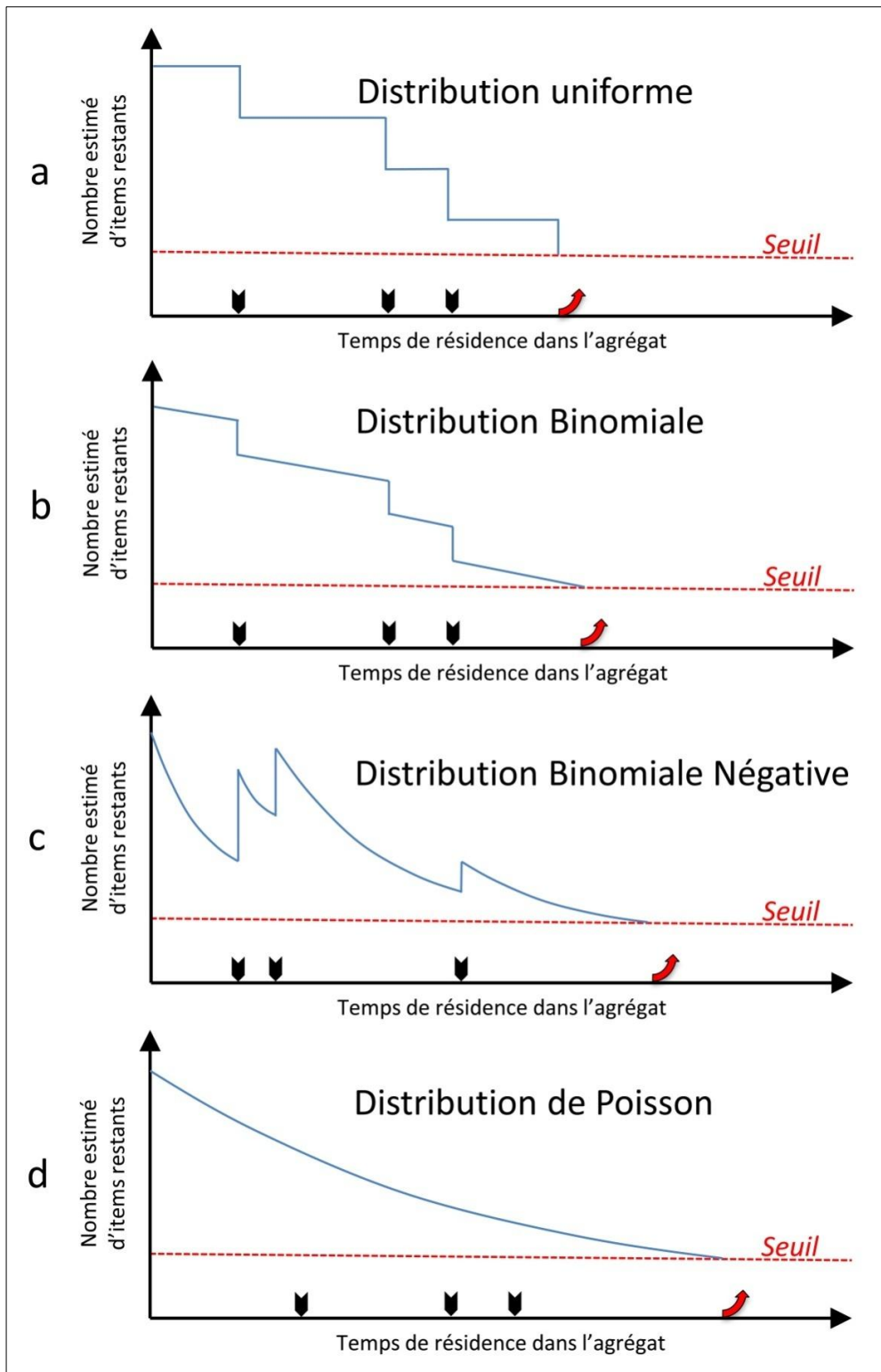


Figure II-7. Les différents estimateurs bayésiens en fonction de la distribution de la ressource; d'après Iwasa et al. (1981). La variabilité de la distribution de la ressource entre les agrégats influence la fonction d'estimation de la qualité résiduelle de l'agrégat.

L'estimateur bayésien dépend des paramètres de distribution de la ressource, tels que la variance entre la qualité des différents agrégats. Lorsque la distribution de la ressource suit la loi binomiale négative, Van Gils (2010) fait remarquer qu'il faut aussi tenir compte de la répartition spatiale des différents types d'agrégats. En effet, la qualité des agrégats est parfois auto-corrélée dans l'espace : un agrégat d'une qualité donnée est alors préférentiellement entouré d'autres agrégats de même qualité (Sparrow 1999; Lof *et al.* 2008). Dans cette situation, la mise à jour bayésienne sera d'autant plus pertinente à utiliser que les agrégats successivement visités se ressemblent (van Gils 2010). Cette situation peut s'apparenter à une distribution doublement agrégative (agrégats d'agrégats). Ainsi, l'augmentation de la prédictibilité de la qualité de l'agrégat visité permettra l'adaptation facilitée du comportement d'approvisionnement.

Le processus d'estimation bayésienne tel qu'il est proposé par Iwasa *et al.* (1981) permet de converger vers une règle décisionnelle conforme à celle du Théorème de la Valeur Marginale en étant informé sur la qualité résiduelle de l'agrégat. En effet, l'individu peut quitter l'agrégat lorsque la quantité estimée de ressource résiduelle devient inférieure à un certain seuil. Une telle décision bayésienne converge vers l'optimalité si l'estimation limite est fixée au seuil prédit par le Théorème (Rodriguez-Girones & Vasquez 1997; Olsson & Holmgren 2000). L'acquisition d'informations telles que la moyenne et la variance de la distribution permet d'ajuster la fonction de l'estimateur bayésien à l'environnement exploré (Rodriguez-Girones & Vasquez 1997). L'ajustement bayésien de la prise de décision sous-entend par conséquent une modification des capacités d'estimation au fur et à mesure de l'acquisition de l'information par l'individu (Vásquez *et al.* 2006).

4. LES MÉCANISMES PROXIMAUX DE LA DÉCISION

BAYÉSIENNE

Il est évident que les organismes, même dotés de capacités cognitives complexes, ne calculent pas de probabilités et n'utilisent pas les statistiques afin d'ajuster leur comportement d'approvisionnement. Pierre et Green (2008) notent que les règles bayésiennes sont robustes aux erreurs en permettant d'approcher une connaissance juste de l'état du monde. Puisque les règles bayésiennes de départ de l'agrégat permettent de converger avec l'optimalité, il est probable qu'elles soient implémentées par les individus et que la sélection naturelle ait favorisé l'émergence de mécanismes proximaux mimant les processus décisionnels bayésiens sans requérir de capacités cognitives complexes. La compréhension des processus cognitifs dans un état partiellement informé intègre la notion de « rationalité bornée », proposée par Herbert (1991) en psychologie expérimentale. En effet, la réalisation d'un processus rationnel tendant vers l'optimalité est limitée par la quantité d'informations disponibles ou par les capacités de traitement de l'information. Les individus sont donc confrontés à un problème d'optimisation sous contraintes qu'ils peuvent résoudre en utilisant des processus décisionnels simples : les heuristiques (Gigerenzer 2004).

4.1. *Les heuristiques : L'efficacité avec parcimonie*

Une heuristique définit les critères, méthodes ou principes permettant de décider laquelle de plusieurs actions possibles promet d'être la plus adaptée pour parvenir à un but donné (Pearl 1984). Pour Polya (1954), les heuristiques permettent de résoudre des problèmes ne pouvant pas être résolus par des calculs ou des probabilités. L'utilisation d'une heuristique représente un compromis entre les deux exigences suivantes : (i) le besoin de s'assurer que les critères utilisés pour prendre la décision soient les plus simples possibles (économie de moyens, parcimonie) et (ii) le besoin de séparer correctement les

bons choix des mauvais. Les heuristiques permettent donc de répondre de manière simple, rapide et efficace aux problèmes auxquels sont confrontés les organismes sans qu'il soit nécessaire d'identifier la stratégie optimale (Todd & Gigerenzer 2000; Gigerenzer 2004; Hutchinson & Gigerenzer 2005a; b).

De nombreuses heuristiques ont été relevées chez les animaux, dont certaines sont partagées avec les humains (Hutchinson & Gigerenzer 2005b). Les heuristiques apparaissent donc comme une cible privilégiée de la sélection naturelle en simplifiant les processus décisionnels et en favorisant les plus efficaces. Afin de prendre en compte la rationalité écologique, Hutchinson et Gigerenzer (2005a; b) précisent que l'étude du comportement optimal doit souvent s'accompagner de l'étude des mécanismes simples réalisables par les organismes.

4.2. L'implémentation bayésienne par les organismes

Il existe dans la littérature différents mécanismes proximaux convergeant vers une mise à jour bayésienne. Les travaux portent essentiellement sur le problème de l'estimation de la qualité d'un agrégat et démontrent comment les organismes peuvent utiliser une information simple afin de converger avec l'estimateur bayésien de la qualité résiduelle de l'agrégat en cours d'exploitation.

4.2.1. La motivation à rester dans l'agrégat

Les mécanismes proximaux à l'origine du départ de l'agrégat reposent essentiellement sur une variable biologique interne à l'individu : la motivation à rester dans l'agrégat. La motivation d'un individu est définie comme une variable biologique latente qui détermine un comportement, sa force et sa direction (Melton 1952; McClelland, Koestner & Weinberger 1989; Schultheiss *et al.* 2008). Cette force interne génère des actions par les besoins que l'individu possède à un moment donné de sa vie (Dorman & Gaudiano 1995). Waage (1979) a été le premier à proposer un modèle décisionnel mécanistique

expliquant le départ d'un agrégat par une variable motivationnelle chez l'hyménoptère parasitoïde *Venturia canescens*. Ce mécanisme motivationnel tel qu'il fut présenté semble éloigné des préoccupations optimales ou bayésiennes. Il peut être assimilé à une heuristique dans le sens où il peut mener vers l'optimalité par un traitement simple d'une information parcimonieuse sans connaître la solution optimale du départ de l'agrégat.

Waage suggère que le parasitoïde entre dans un agrégat avec un niveau initial de motivation fixé en fonction de la perception de sa qualité initiale (Figure II-8a). Un indicateur de cette qualité est donné par le niveau de kairomones (comme les excréments, les exuvies, les diverses molécules chimiques) émises par les hôtes à l'intérieur de l'agrégat. La motivation à rester dans l'agrégat décroît de manière linéaire au cours du temps de visite si le parasitoïde ne rencontre aucun hôte. Cette motivation augmente soudainement (mécanisme incrémental) à chaque rencontre avec un hôte (Figure II-8a). Dans le mécanisme proposé par Waage, la valeur de l'incrément motivationnel n'est pas constante : plus les rencontres sont rapprochées dans le temps, moins l'incrément est important. Le parasitoïde quitte l'agrégat lorsque le niveau de motivation devient inférieur à un seuil donné. La conséquence directe de ce mécanisme proximal est l'augmentation du temps de résidence avec la découverte d'un hôte. Les agrégats riches sont donc d'avantage exploités que les agrégats pauvres.

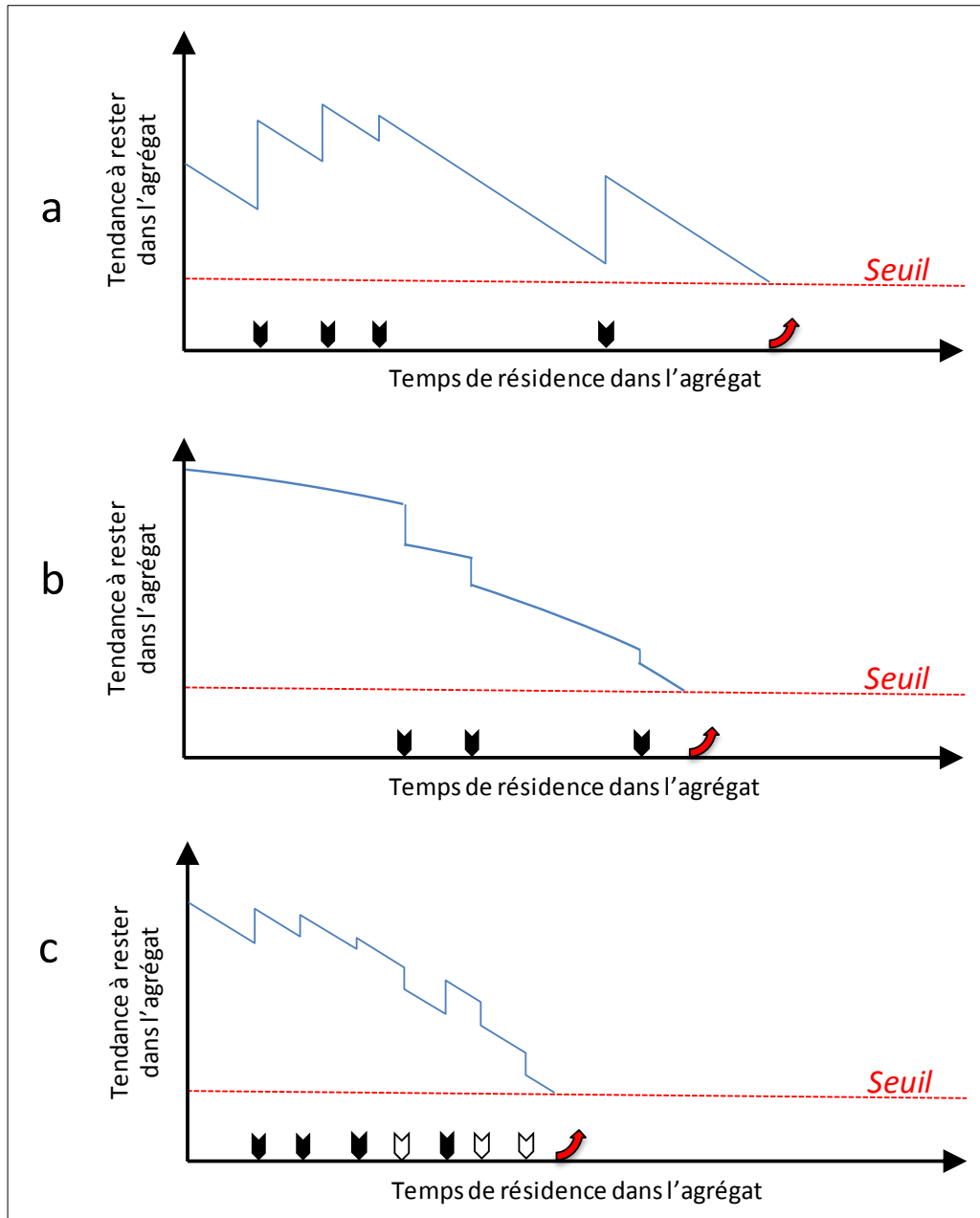


Figure II-8. Les principaux mécanismes proximaux du départ de l'agrégat basés sur la tendance à rester dans l'agrégat. Mécanismes incrémental (a), décrémental (b) et mixte (c) où la rencontre avec la ressource augmente, diminue la tendance à rester dans l'agrégat, ou dépend de la qualité de la ressource.

Ce mécanisme a été très largement cité pour expliquer la prise de décision de quitter un agrégat chez les insectes parasitoïdes (van Alphen *et al.* 2003). Wajnberg (2006) liste par exemple 16 espèces de parasitoïdes réparties dans 8 familles différentes qui montrent un mécanisme incrémental lors d'une ponte

ou d'une rencontre avec un hôte. Ce mécanisme a récemment été modifié pour s'ajuster au comportement d'approvisionnement des bourdons *Bombus terrestris* (Lefebvre *et al.* 2007). Sur la base du mécanisme incrémental proposé par Waage, Taneyhill (2010) suggère que la valeur de l'incrément motivationnel d'un bourdon visitant une inflorescence dépend de la quantité de nectar présent dans la fleur visitée et non du temps entre deux rencontres. Actuellement, ce mécanisme incrémental a été soupçonné de manière indirecte chez les parasitoïdes, les bourdons et les humains (Hutchinson, Wilke & Todd 2008), bien que chez ces derniers, seule la mise en évidence statistique de ce mécanisme ait été relevée par les auteurs. Chez ces trois modèles, le processus motivationnel n'a jamais été pris en compte, mais l'augmentation du temps de résidence avec la découverte d'une ressource à l'intérieur d'un agrégat rend plausible la réalisation d'un tel processus.

Un autre modèle motivationnel a été proposé par Driessen et Bernstein (1995) pour expliquer le départ d'un agrégat chez *V. canescens*. Les auteurs ont montré que la ponte pouvait aussi entraîner une diminution de la motivation à rester dans l'agrégat (Figure II-8b). Dans ce cas, le temps de résidence dans un agrégat est d'autant plus court que la rencontre avec les hôtes est fréquente. Ce mécanisme décrémental est assimilé à un processus de compte-à-rebours, entraînant le départ de l'agrégat lorsque l'individu a rencontré un nombre donné d'hôtes. Au moins 13 espèces d'insectes parasitoïdes utilisent ce mécanisme décrémental lors d'une ponte ou d'une simple rencontre avec un hôte selon Wajnberg (2006). Le passage d'un mécanisme motivationnel à un autre causé par une modification de la distribution de la ressource au sein des différents agrégats a été montré chez les bourdons ou chez de nombreuses espèces d'insectes parasitoïdes (Lefebvre *et al.* 2007; Lucchetta *et al.* 2007; van Alphen & Bernstein 2008).

Sur la base de ces deux mécanismes, van Alphen (1993) propose que la rencontre avec un hôte sain entraîne une augmentation de la motivation alors que la rencontre avec un hôte déjà parasité entraîne sa diminution (Figure II-

8c). En effet la rencontre avec un hôte déjà parasité apporte une information supplémentaire sur le niveau d'épuisement de l'agrégat. Ce mécanisme prend en compte la capacité d'un parasitoïde à percevoir la qualité de sa ressource en discriminant le statut parasitaire de l'hôte (Outreman *et al.* 2001).

La ressemblance entre les mécanismes proximaux détaillés ci-dessus (Figure II-8) et le profil des estimateurs bayésiens de la qualité résiduelle d'un agrégat (Figure II-7) est flagrante. Pierre (2011) a récemment démontré que le mécanisme proximal basé sur la motivation à rester dans l'agrégat coïncide exactement avec l'estimateur bayésien d'Iwasa *et al.* (1981) si l'on considère la démotivation comme étant exponentielle et non linéaire en fonction du temps. Le processus bayésien d'estimation de la qualité d'un agrégat peut ainsi être implémenté par les règles de départ de l'agrégat proposées par Waage (1979) ou Driessen *et al.* (1995), bien que ces mécanismes proximaux n'aient pas été inspirés à l'origine par la théorie bayésienne (Pierre & Green 2008).

L'analogie entre ces mécanismes proximaux et l'approche bayésienne optimale démontre l'adaptation des mécanismes incrémentaux et décrémentationaux à différentes conditions environnementales. Lorsque la ressource est répartie dans quelques agrégats seulement et suit une distribution binomiale négative, le mécanisme motivationnel incrémental permet de se comporter « comme si » l'individu estimait la qualité résiduelle d'un agrégat en suivant le processus bayésien d'Iwasa *et al.* (1981). Inversement, lorsque la ressource tend à être distribuée de manière plus homogène entre les différents agrégats, le mécanisme motivationnel décrémental peut alors mimer exactement l'estimateur bayésien avec une distribution binomiale. Ainsi, lorsqu'une modification de l'environnement tend vers une homogénéisation de la distribution de la ressource, le passage d'un mécanisme incrémental à un mécanisme décrémental est adaptatif dans le sens où le processus décisionnel s'ajuste conformément aux prédictions des modèles bayésiens.

Les organismes peuvent ainsi être conditionnés à la distribution de la ressource dans leur environnement. Pour Pierre et Green (2008), l'ajustement des

paramètres motivationnels tels que la motivation initiale, le taux de démotivation, le signe et la valeur des sauts motivationnels peuvent être ajustés soit par la sélection naturelle, soit par des processus épigénétiques. Dans le premier cas, des variations génétiques dans l'intensité du saut motivationnel associé à chaque ponte ont été mises en évidence par Wajnberg *et al.* (1999) entre différentes lignées du parasitoïde *Telenomus busseolae*. Cela démontre que le mécanisme proximal à l'origine du comportement d'approvisionnement peut avoir été progressivement ajusté par la sélection naturelle au cours des générations successives de parasitoïdes. Dans le second cas, l'expérience accumulée dans et en dehors de l'agrégat ou des modifications de l'état physiologique de l'individu peuvent modifier la tendance à rester dans l'agrégat exploité. Chez les insectes parasitoïdes, l'âge, la fatigue, l'habituation aux kairomones, l'expérience précédant l'entrée dans l'agrégat ou avant la rencontre avec un hôte ont un effet sur la tendance du parasitoïde à rester dans celui-ci (van Alphen & Galis 1983; Weisser 1994; Pierre *et al.* 2003; Thiel & Hoffmeister 2006; Thiel 2011).

4.2.2. Les limites d'un mécanisme proximal supposé

Le mécanisme de Waage est basé sur la motivation, une variable biologique cachée dont seule la résultante comportementale (le départ de l'agrégat) est observable chez les organismes testés. Dans l'état actuel des connaissances et des techniques d'investigation, un processus décisionnel basé sur la motivation est difficilement observable chez les insectes parasitoïdes ou bien les bourdons chez qui il a été soupçonné (Pierre & Green 2008; Pierre 2011). L'expérimentateur a donc accès au résultat du processus cognitif, et non au processus cognitif lui-même. Seule une étude des risques de quitter un agrégat par le modèle de Cox (1972, voir par exemple l'article 1 pour une présentation du modèle) permet d'approcher de manière indirecte la prise de décision de quitter un agrégat. Cette approche permet d'établir un lien entre la latence d'occurrence d'un événement (par exemple le temps de résidence dans un agrégat) et différentes variables explicatives. Pour Tenhumber *et al.* (2001),

il en résulte un modèle statistique de la probabilité de quitter un agrégat à chaque instant dans celui-ci, et non une étude du mécanisme décisionnel sous-jacent. Cette approche probabiliste du temps de résidence est souvent confondue avec le mécanisme proximal sous-jacent mais la distinction est importante. Il y a certes une convergence entre une diminution du risque de quitter un agrégat et une augmentation de la motivation à rester dans l'agrégat lors de la rencontre avec un hôte, mais les courbes de survies du modèle de Cox ne reflètent qu'indirectement le processus motivationnel supposé. De plus, le modèle de Waage est construit de telle sorte que les paramètres motivationnels ne sont pas estimables séparément (Pierre 2011) mais uniquement si deux des trois paramètres sont fixés arbitrairement. Par exemple, une infinité de couples aP/b permettent la réalisation du processus, sans qu'il soit possible d'en discriminer un particulièrement (Figure II-9).

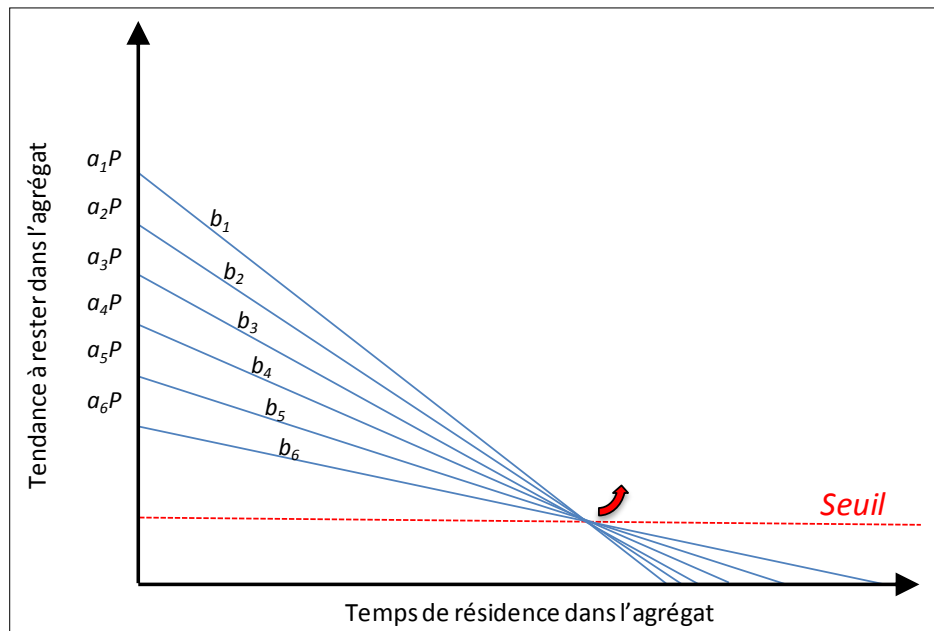


Figure II-9. Représentation graphique de la non-estimabilité des paramètres du modèle de Waage, aP (motivation initiale) et b (taux de démotivation). Une infinité de couples aP/b mènent à un temps de résidence unique (flèche rouge).

4.2.3. L'estimation bayésienne par les systèmes neuronaux

Les mécanismes proximaux qui convergent vers une estimation bayésienne de la qualité d'un agrégat sont basés sur la motivation de l'individu à rester dans cet agrégat. Différents processus neuronaux sous-jacents à l'estimation bayésienne ont été cités dans la littérature. Ces travaux portent essentiellement sur l'humain, où la prise de décision bayésienne et la mise à jour d'une connaissance *a priori* est étudiée tant sur le point psychologique que neuronal (Yu & Dayan 2005; Doya 2007; Beck *et al.* 2008; Morita 2009). Bien que spécifiques à la neurobiologie humaine, ces différents travaux montrent que des circuits neuronaux possèdent des caractéristiques propres telles qu'une fréquence de dépolarisation des neurones rendant effective une prise de décision bayésienne optimale (Beck *et al.* 2008).

Le modèle neuronal bayésien le plus simple a été proposé par Holmgren et Olsson (2000) (Figure II-10).

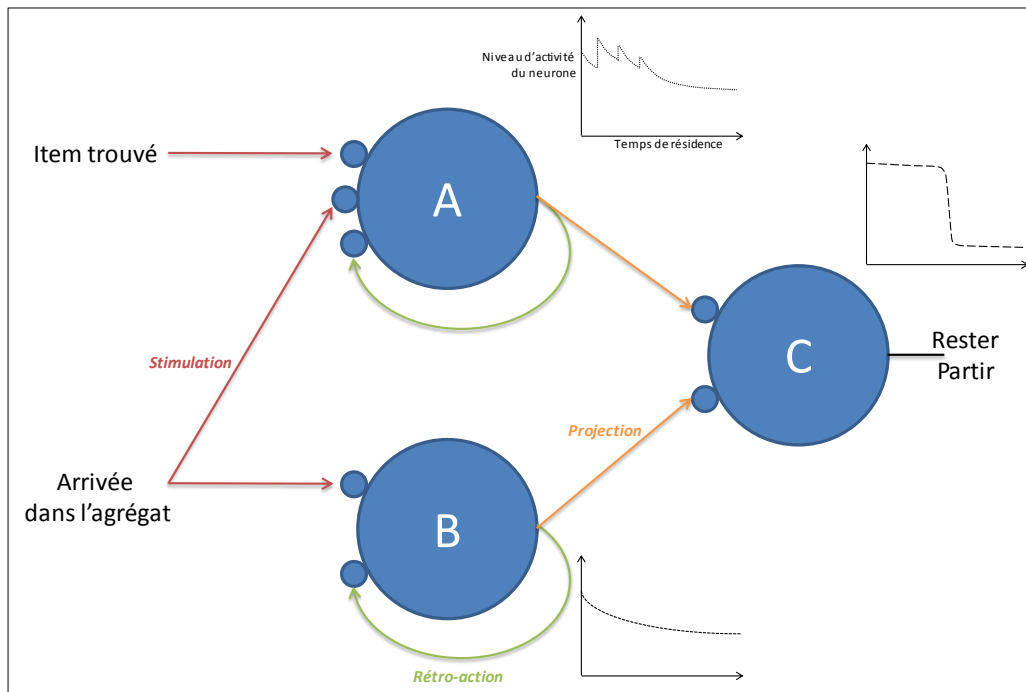


Figure II-10. Le modèle bayésien à trois neurones; d'après Holmgren et Olsson (2000). Trois neurones suffisent à l'implémentation d'une règle décisionnelle convergeant avec l'estimation bayésien d'Iwasa et al. (1981). Voir explications dans le texte.

Ce modèle est établi de manière générale, sans considérer les particularités neurophysiologiques d'un modèle biologique particulier et sera donc détaillé ici. Le modèle est basé sur un système décisionnel composé de 3 neurones (ou groupes de neurones) interconnectés. Dans ce modèle, deux neurones (A et B) sont activés lors de l'entrée de l'individu dans l'agrégat. Une boucle de rétrocontrôle négatif est responsable de la diminution progressive de leur activité. Le neurone B n'est sensible qu'à l'entrée dans l'agrégat et n'est stimulé par aucune autre information. Le neurone A s'active non seulement lors de l'entrée dans l'agrégat mais aussi à chaque évènement de rencontre avec la ressource. Il s'active donc davantage à chaque item trouvé. L'activité de ces deux neurones est projetée continuellement dans le neurone C (neurone intégrateur) dont le niveau d'activation est binaire : il s'active jusqu'à ce que la différence entre les projections des neurones A et B atteigne un certain seuil minimum. Le départ de l'agrégat est déclenché lorsque ce troisième neurone s'inactive. Ce modèle est théorique et il n'a jamais été mis en évidence de manière directe chez un organisme vivant. Toutefois, il démontre qu'un système composé d'au moins 3 neurones permet l'élaboration d'une décision bayésienne sans aucun calcul. Ce modèle ouvre ainsi la voix à l'étude de la mise à jour bayésienne chez de nombreux organismes, indépendamment de leurs capacités cognitives.

CHAPITRE III. L'information perçue :
Origines et utilisations

PRÉFACE AU CHAPITRE III

Objectifs

Face à l'hétérogénéité de la ressource, l'estimation de la qualité d'un agrégat et la prise de décision de le quitter reposent principalement (i) sur l'expérience acquise avant l'entrée dans l'agrégat et (ii) sur l'information perçue dans l'agrégat exploité. L'utilisation de ces différentes sources d'information n'est généralement pas étudiée de manière distincte et leurs effets sur la prise de décision sont bien souvent confondus dans l'étude du mécanisme proximal. Ce sont sur ces deux aspects de l'utilisation de l'information biologique que portent les travaux présentés dans ce chapitre. Nous évoquerons différents aspects de l'utilisation de l'information biologique, à la fois les mécanismes sous-jacents au traitement de l'information et les conséquences comportementales de la perception et de l'utilisation de l'information biologique. En tenant compte des particularités inhérentes aux processus décisionnels du modèle biologique considéré, nous tenterons de comprendre :

- ✓ Comment les informations passée et présente influencent la prise de décision de quitter un agrégat ? (**ARTICLE 1**)
- ✓ Si la mémoire intervient dans l'utilisation de l'information passée ? (**ARTICLE 2**)

Le modèle biologique

L'ensemble des travaux présentés dans ce chapitre ont été menés sur le parasitoïde de larves de drosophiles *Asobara tabida* Nees (1834) (Figure III-1). Il s'agit d'un insecte endoparasitoïde solitaire de la famille des hyménoptères, appartenant à l'ordre des Braconidés. Les femelles sont synovigéniques, elles peuvent produire de nouveaux œufs durant leur vie (Eijs, Ellers & Van Duinen 1998). *Asobara tabida* est décrite comme une espèce septentrionale, son aire de

répartition principale sur le continent européen s'étendant du bassin méditerranéen jusqu'en Scandinavie (Carton *et al.* 1986). Ses deux hôtes principaux sont *Drosophila melanogaster* Meigen (1830) et *Drosophila subobscura* Collin (1936), bien que d'autres espèces de drosophiles puissent servir d'hôtes, notamment *D. buskii*, *D. funebris* ou *D. immigrans* (van Alphen & Janssen 1982; Kraaijeveld, Nowee & Najem 1995). *Asobara tabida* préfère les espèces de drosophiles n'ayant pas la capacité d'encapsuler les œufs afin de se défendre, ce comportement étant sélectionné génétiquement (Rolff & Kraaijeveld 2008).



Figure III-1. (a) Femelle d'*Asobara tabida* en pleine oviposition dans une larve de stade L3 de *Drosophila subobscura*. (b) Femelle de *Drosophila subobscura*.

Limité à l'air de répartition de ses hôtes, *A. tabida* se localise essentiellement dans des milieux forestiers ou des vergers, là où la sève d'arbres blessés ou les fruits en décomposition servent de substrat de ponte et d'habitats pour les hôtes (Ellers & van Alphen 1997). La ressource est donc distribuée en agrégats, nombreux dans des vergers et plus rares dans des forêts (Janssen *et al.* 1987; Ellers & van Alphen 1997). *A. tabida* pond préférentiellement dans des larves

ayant atteint leur second stade de développement (L2) (van Alphen & Drijver 1981).

Le comportement de recherche et de ponte d'*A. tabida* comprend plusieurs étapes successives à l'échelle de l'habitat ou de l'agrégat (van Alphen & Janssen 1982). Les connaissances particulièrement approfondies sur l'information utilisée par *A. tabida* et l'importance de l'information chimique dans le comportement d'approvisionnement justifient d'autant plus son utilisation pour les expériences présentées dans ce chapitre. *Asobara tabida* localise les agrégats d'hôtes en utilisant l'information chimique volatile émise par les larves (kairomones hydrosolubles) ou issue du milieu en fermentation (Galis & van Alphen 1981). L'attraction de la femelle pour des composés chimiques volatils provenant du microhabitat de leurs hôtes n'est pas innée, elle nécessite une expérience d'oviposition permettant l'association entre le message informatif chimique et la présence des hôtes (Vet & Opzeeland 1984). Arrivée sur un agrégat potentiel, la femelle détecte la présence et la densité des hôtes grâce au niveau de kairomones perçu ainsi que par les vibrations émises durant leur déplacement : *A. tabida* est un parasitoïde chémo-vibrotactile (Sokolowski & Turlings 1987). L'information chimique, facilement modulable quantitativement et qualitativement *in vitro*, a donc une place prépondérante dans le comportement d'approvisionnement d'*Asobara tabida*, notamment lors de la perception de la qualité de l'agrégat visité. Cette espèce a donc été préférée à d'autres parasitoïdes comme *Leptopilina sp.* qui perçoit la qualité d'un agrégat, détecte et localise ses hôtes davantage par des sondages successifs que par une réponse au message informatif chimique.

Durant la phase de détection, la femelle reste immobile pour percevoir les vibrations (van Alphen & Drijver 1981; Galis & van Alphen 1981; van Alphen & Janssen 1982). Elle se dirige alors vers la source émettrice. L'ayant localisée, la femelle se positionne à l'aplomb de la larve et sonde le milieu. Après avoir percé le tégument de la larve, la femelle perçoit son statut parasitaire et l'accepte en y déposant un œuf, ou la rejette. *Asobara tabida* pond

préférentiellement dans des larves saines et rejette les larves déjà parasitées. Un rejet peut être observé dans les 5 secondes après le sondage par l'ovipositeur tandis qu'une ponte dure en moyenne 18 secondes (van Alphen & Janssen 1982). Le développement de la larve d'*A. tabida* dans son hôte dépend de l'espèce de l'hôte parasité, de la température de développement, de la taille de l'hôte ; l'éclosion s'observant en moyenne 3 semaines après l'oviposition (observations personnelles). La durée de vie de l'adulte est de 50 jours environ, une femelle pouvant pondre entre 400 et 600 œufs (Ellers & van Alphen 1997). L'origine et l'élevage des parasitoïdes sont détaillés dans les articles concernés.

Le temps de résidence des femelles *A. tabida* a fait l'objet de nombreux travaux depuis 30 ans. Les recherches ont porté sur les facteurs physiologiques et sur l'information utilisée par les femelles pour ajuster leur temps de résidence à l'intérieur d'un agrégat (Tableau III.1). *Asobara tabida* est notamment une espèce dont l'oviposition augmente le temps de résidence tandis que la rencontre avec un hôte déjà parasité ne l'influence pas : le mécanisme de Waage (1979) a donc été soupçonné chez cette espèce (van Alphen & Galis 1983). Les femelles utilisent aussi l'information perçue avant l'entrée dans l'agrégat, comme le nombre d'agrégats visités ou le temps de trajet inter-agrégats (Thiel & Hoffmeister 2004).

Facteurs physiologiques		
Age de la femelle	Le temps de résidence augmente avec l'âge de la femelle	Thiel et Hoffmeister (2004)
Charge en œufs	Aucun effet sur le temps de résidence	Weisser (1994)
Information perçue dans l'environnement		
Abondance des agrégats	Le temps de résidence diminue avec l'augmentation du nombre d'agrégats visités	Thiel et Hoffmeister (2004)
Intervalle de temps entre la visite de deux agrégats	Le temps de résidence augmente avec une augmentation du temps inter-agrégats	Thiel et Hoffmeister (2004)
Espèce de l'hôte dans les agrégats précédemment visités	Aucun effet sur le temps de résidence	Thiel et Hoffmeister (2006)
Information perçue dans l'agrégat		
Espèce de l'hôte dans l'agrégat	Le temps de résidence varie en fonction de l'espèce de l'hôte rencontré	Thiel et Hoffmeister (2006)
Rencontre avec un hôte sain	Le temps de résidence augmente avec la rencontre d'un hôte sain	van Alphen et Galis (1983)
Rencontre avec un hôte déjà parasité	Aucun effet sur le temps de résidence	van Alphen et Galis (1983)
Densité en hôtes	Le temps de résidence augmente avec la densité en hôtes	van Alphen et Galis (1983)
Traces de larves	Le temps de résidence augmente avec la présence de traces de larves	Galis et van Alphen (1981)
Traces d'une précédente visite par une femelle conspécifique	Le temps de résidence diminue avec la visite d'une femelle conspécifique	Galis et van Alphen (1981)

Tableau III-1 Les facteurs influençant le temps de résidence chez *Asobara tabida*. D'après Wajnberg (2003) et revue littéraire. Le temps de résidence est influencé par l'état physiologique des femelles, par l'information perçue dans l'environnement et dans l'agrégat.

L'approche utilisée

Les travaux présentés dans ce chapitre ont exploité la possibilité de distinguer l'effet de l'information issue de l'expérience de femelles parasitoïdes sur le temps de résidence dans l'agrégat de l'information perçue dans l'agrégat lui-même. Afin d'étudier l'effet de l'information perçue avant l'entrée dans l'agrégat sur la décision de le quitter (**ARTICLE 1**), les femelles ont acquis une expérience de ponte dans un premier agrégat contenant un nombre variable d'hôtes. L'effet de l'acquisition de l'information sur la richesse d'un agrégat a ensuite été testé sur un second agrégat contenant un niveau de kairomones ne correspondant pas au nombre de larves réellement présentes dans celui-ci. Il a ainsi été possible de quantifier l'effet de l'expérience précédant l'entrée dans l'agrégat (i) sur la réponse au niveau de kairomones indépendamment de la rencontre avec les larves et (ii) sur l'effet incrémental dû à une ponte.

Les modalités de l'utilisation de l'information récoltée durant l'expérience précédant l'arrivée dans un agrégat ont ensuite été étudiées en perturbant la rétention de l'information avant l'entrée dans celui-ci (**ARTICLE 2**). La perturbation de la mémoire a été réalisée grâce à une anesthésie rapide au dioxyde de carbone après l'exploitation d'un premier agrégat. L'effet de l'anesthésie a été mesuré sur le temps de résidence dans un second agrégat ne contenant là encore qu'un niveau donné de kairomones, sans larve.

Les principaux résultats

Les résultats présentés dans le chapitre III montrent comment des femelles parasitoïdes perçoivent et utilisent l'information biologique – qu'elle soit passée ou présente – afin d'ajuster leur prise de décision aux conditions de vie réellement rencontrées dans leur environnement. De nombreux travaux ont déjà mis en évidence les différentes sources d'informations utilisées par les insectes parasitoïdes durant l'exploitation des agrégats (par exemple, la qualité des agrégats précédemment visités, le niveau de kairomones perçues à l'entrée

dans l'agrégat, la rencontre avec un hôte). Nous apportons ici des connaissances supplémentaires quant à l'effet des différentes sources d'information sur la prise de décision de quitter un agrégat, ainsi que sur les processus biologiques sous-jacents à leur utilisation. L'origine de l'information utilisée et son intégration dans les différents processus d'estimation présentés dans ces deux premiers articles sont détaillées dans la figure III-2.

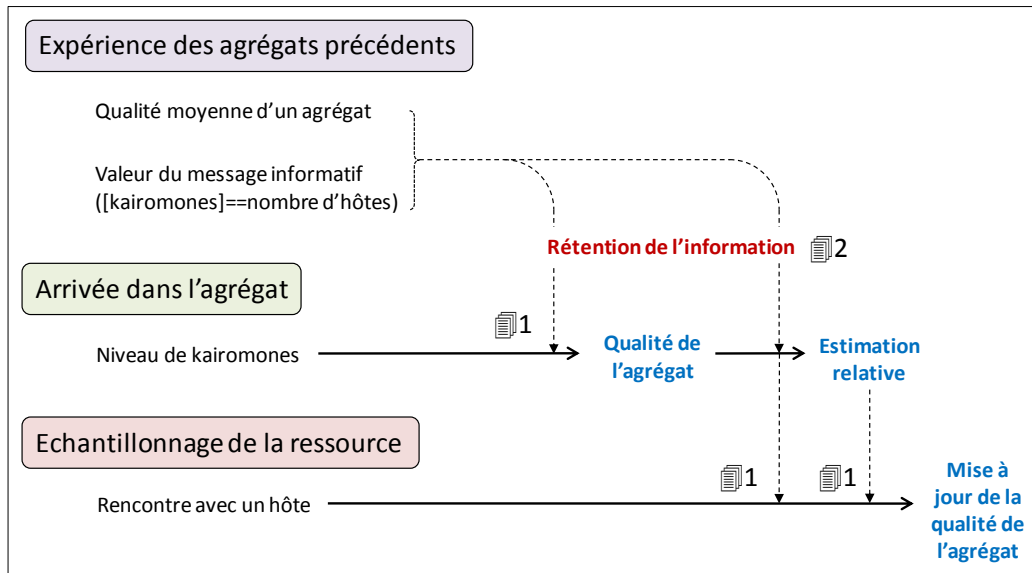



Figure III-2. L'information biologique et l'estimation de la qualité d'un agrégat par une femelle parasitoïde : le positionnement des différents articles présentés dans le processus décisionnel.  : Les articles concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs. L'expérience permet à la femelle parasitoïde de percevoir de l'information sur l'état de son environnement. Cette information retenue en mémoire influence la perception de la qualité d'un agrégat et la mise à jour de cette information durant l'échantillonnage.

Nous avons pu montrer que l'expérience permet à l'individu d'obtenir une information *a priori* sur la qualité d'un agrégat. En effet, la réponse d'une femelle parasitoïde aux kairomones perçues à l'entrée dans un agrégat dépend étroitement de son expérience dans l'agrégat précédemment visité (**ARTICLE 1**). Nous avons mis en évidence une relation étroite entre l'expérience acquise par l'individu et l'effet d'une rencontre sur le temps de résidence, indépendamment de la réponse initiale aux kairomones (**ARTICLE 1**).

L'information passée ayant une place centrale dans le processus d'estimation et de prise de décision des femelles parasitoïdes étudiées, nous nous sommes focalisés sur les modalités de rétention et d'utilisation de cette information passée, indépendamment de l'échantillonnage de l'agrégat visité. Nous avons montré que le dioxyde de carbone modifie l'effet de l'expérience sur la prise de décision de quitter l'agrégat : sous l'effet de l'anesthésie, la qualité de l'agrégat précédemment visité n'influence plus la prise de décision de quitter l'agrégat suivant (**ARTICLE 2**). Nos travaux ont permis de proposer l'hypothèse que l'information sur la qualité des agrégats visités est retenue dans une mémoire au moins à court terme, et est récupérée à l'entrée dans l'agrégat afin d'en estimer sa qualité de manière relative (**ARTICLE 1 et 2**).

ARTICLE 1

Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps

Philippe Louâpre¹, Joan van Baaren¹,
Jean-Sébastien Pierre¹, Jacques J.M. van Alphen^{1,2}

Authors' affiliations ¹ University of Rennes 1, UMR CNRS 6553
EcoBio, 263 avenue du Général Leclerc, CS 74205,
35042 Rennes Cedex, France.

² Institute of Biology, Leiden University, PO Box
9516, 2300 RA Leiden, The Netherlands.

Article information *Behavioral Ecology* 22:1064-1069 (2011)
DOI : 10.1093/beheco/arr090

Key words Bayesian updating, decision making, optimal
foraging behavior, patch quality estimate.

Abstract

A good estimate of patch quality is of prime importance for a randomly searching forager with limited longevity or fecundity. The forager can perceive cues related to the presence of resource on arrival in a patch and estimates its quality relatively to previous patches. This prior estimate can then be updated through sampling in the patch. However, these 3 sources of information have never been manipulated independently in the same experiment to quantify the effect of each one on foraging behavior. Here, we report experiments highlighting the mechanism by which the braconid *Asobara tabida*, a parasitoid wasp laying eggs in *Drosophila* larvae, uses information both gleaned from the previous patch visited and obtained on arrival in the next one, to estimate the quality of the latter and to behave accordingly. We disentangled the effects of the prior estimate of patch quality made on arrival in the patch and the effect of sampling in the patch on the foraging behavior of the parasitoid. We show that information gleaned by *A. tabida* from a previously visited patch plays a strong role in the response to both chemical cues and oviposition events by parasitoid when exploiting a patch. The information process highlighted in the present study is consistent with the Bayesian-like decision-making, which is suspected in parasitoids, bumblebees, and humans. Moreover, motivation to stay in the patch is likely to be tuned to the forager's experience.

Introduction

When a depletable resource is patchily distributed in the environment, a forager has to decide to what level it should exploit each patch to maximize its intake rate during its lifetime (Stephens & Krebs 1986; Krebs & Davies 1997; Danchin, Giraldeau & Cezilly 2008). Charnov's (1976) marginal value theorem predicts that each visited patch should be harvested to the same quitting harvest rate, which corresponds to the average energy gain in the whole environment. However, the forager is not omniscient, and gleaning information is a way to adjust foraging strategies to the environment. This is quite relevant when resource is hidden in a patch (i.e., food or hosts under the ground or inside plant structures) or when information about the patch quality is inaccurate because the forager is uncertain about the gain it could achieve by exploiting it. To estimate the patch quality actively could thus be decisive to adjust the foraging behavior.

The ability to estimate patch quality has been investigated in a wide range of taxa, such as mammals (Valone & Brown 1989), birds (Valone 1992; Templeton & Giraldeau 1996; van Gils *et al.* 2003), and insects (Tentelier *et al.* 2006; Biernaskie & Gegear 2007). It plays an important role in determining patch residence time. We can identify at least 4 ways for a solitary forager to estimate the current patch quality (Fig III-3): (i) with an innate knowledge before foraging, (ii) from information gleaned from previous patches, (iii) from information perceived on arrival in the patch, and (iv) through sampling in the current patch. We point out that the way a forager estimates patch quality influences its foraging strategy, as was shown in birds, mammals, and insects parasitoids (Valone & Brown 1989; van Alphen *et al.* 2003) and that the use of information depends on the costs of gleaning, retaining, and retrieving it (Dukas 1999; Olsson & Brown 2006).

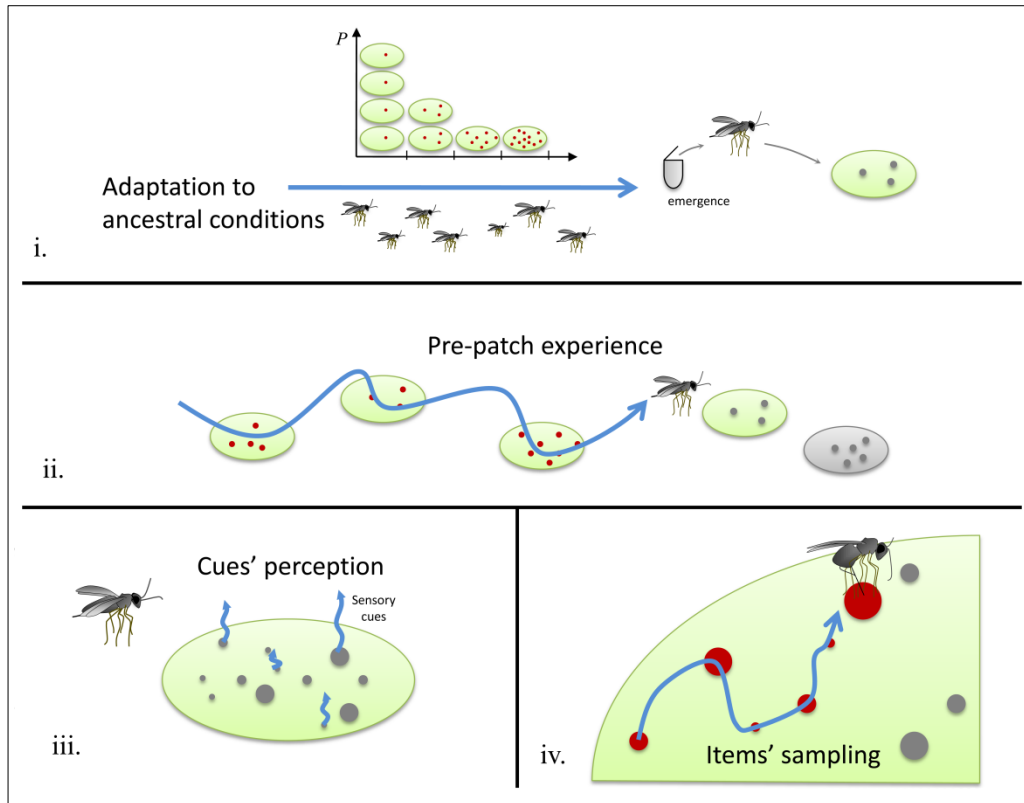


Figure III-3. The different sources of information used by a solitary forager to estimate either the average quality of the environment (i, ii) or the visited patch quality (iii, and iv). (i) From an innate knowledge before foraging (at emergence, the forager is assumed to know P , the prior probability of encountering each patch type). (ii) From information gleaned before entering the patch (the forager gleans and retains information from patch to patch). (iii) From information perceived on arrival in the patch (the forager perceives sensory cues of plausible presence of resource). (iv) Through sampling on the current patch (to inspect resource items gives the forager more accurate information of the estimate of patch quality). The case of a parasitic wasp is illustrated, but it can be extended to a wide range of taxa. Circles represent resource items and ellipses represent patches. In green and red: what is assumed to be known or estimated through information used. In gray: what is not yet estimated or known by the forager. A color version of this image is available online.

The forager can use information it already has before having any foraging experience (Fig III-3i). When organisms have evolved in a stable habitat, innate behavioral responses resulting from natural selection are adaptive for a forager without any experience or when the forager is unable to accurately estimate patch quality with cues of the environment (McNamara *et al.* 2006; Mery & Burns 2010). In this case, the forager has an innate estimate of both the average quality of the environment and of patch quality on arrival, as it was shown in

parasitoids (Wajnberg *et al.* 2000; Boivin, Fauvergue & Wajnberg 2004). Such a forager will be inclined to use a fixed time rule (to stay a fixed time in each patch whatever the patch quality, see Olsson & Brown 2010) or a giving-up density rule (to leave the patch after harvesting a given number of resource, see Brown 1988) in order to decide when to leave the patch.

In many cases, a forager gleans information from patch to patch and learns the distribution of resource items among the patches (Fig III-3ii). Then, it can estimate the probability of encountering a given patch type and adjust its foraging strategy accordingly, such behavior being viewed as Bayesian (McNamara *et al.* 2006). For example, birds, mammals, and insects are known to use preharvest information and adjust their foraging strategy in a patch through previous experience (see respectively, Valone 1991; van Baaren, Boivin & Outreman 2005; Vásquez *et al.* 2006). This informs a forager both on the average quality of the environment and on the estimate of patch quality relatively to that of others. The patch residence time should increase when the subsequent patch is richer than the previous one. However, the use of information requiring memory could be costly (Eliassen *et al.* 2009). On the opposite, a forager which is insensitive to prepatch experience estimates the patch quality absolutely, only based on cues from the current patch, and the residence time should be independent of that of the one in the previous patch.

On arrival on a patch, a forager could perceive sensory cues of plausible presence of resource (i.e., vibration, visual, and chemical cues, Fig III-3iii), as it is the case in spiders (Persons & Uetz 1996). According to Brown (1988), Valone and Brown (1989), and Driessen and Bernstein (1999), a forager capable of making an accurate estimate of patch quality on arrival is inclined to use the giving-up density rule to leave the patch because the residual quality of the patch is directly related to the initial estimate.

To refine the prior estimate of patch quality, a forager can also sample the resource in the patch (Fig III-3iv), thus obtaining more accurate information about the patch quality and about the density of resource items (Persons & Uetz

1996; Olsson & Brown 2006). Pierre *et al.* (2003) showed that a parasitic wasp behaves as if it updates its prior patch estimate at each host encounter in the patch and then decides to stay or leave the patch using the updated information on patch profitability. According to the authors, this behavior is in agreement with a Bayesian updating of patch quality. Different authors have shown that both the spatial distribution of patches and the accuracy with which a forager can estimate prior patch quality influence the way the estimate of patch profitability is updated by using information from resource sampling (Iwasa *et al.* 1981; Driessen & Bernstein 1999; van Alphen *et al.* 2003; van Baaren, Boivin, *et al.* 2005; Outreman *et al.* 2005). For example, Iwasa *et al.* (1981) assumed that encountering a resource item increases a forager's responsiveness in the patch when the resource is aggregated among patches. However, encountering a host in a poor patch should have a weaker incremental effect on the tendency to stay than encountering a host in a rich patch because more remaining hosts are expected in a rich patch than in a poor patch (Muratori, Boivin & Hance 2008).

Patch quality can be estimated in several ways and may be influenced by many factors. In published empirical studies, the effect of a prior estimate of patch quality (either by a relative or by an absolute estimate) and its updating during foraging have never been disentangled. Indeed the effect of the information obtained on arrival in a patch has generally been confounded with the effects of all the intrapatch events because of the exact correspondence between the strength of such cues and resource density in the patch. As a consequence, a measure of the residence time cannot reveal if the forager has the ability to estimate the patch quality on arrival, how it updates the patch profitability by sampling and if it modifies its behavior accordingly. Here, we study this problem using a novel experimental design in which we quantify the effect of a prior estimate of patch quality on arrival, taking into account both prepatch experience and cues perceived in the current patch. We independently study the potential modification of the estimate of patch quality in response to intrapatch

events and look at the interaction between prior estimate and the effects of intrapatch events.

Females of the *Drosophila* parasitoid wasp *Asobara tabida* (Hymenoptera: Braconidae) were used to study the effect of different sources of information on the decision to leave the patch. It has previously been shown that *A. tabida* female responds to chemical cues providing information on the presence of host larvae (i.e., kairomones, see Galis & van Alphen 1981; van Alphen & Galis 1983), increases its residence time with oviposition (van Alphen & Galis 1983) and responds to prepatch experience (Thiel & Hoffmeister 2006), even though, until now, the effects of the estimate of patch quality on arrival and during sampling have never been disentangled. In this study, we tested the hypothesis that the parasitoid estimates the patch quality either in an absolute or in a relative way by disentangling the effect of the prior estimate on arrival in the patch and the effect of encountering the resource item. Then, we quantified the effect of prepatch experience on the modification of the response to kairomones regardless of what the forager encounters inside the patch. By manipulating the cues used by the parasitoid to estimate its quality on arrival, we quantified the incremental effect of an oviposition on the residence time. An oviposition in a patch having a high apparent quality should increase the residence time more than one in a poorer patch because a high estimate indicates a high expectation of finding subsequent hosts in the patch.

Materials and methods

Biological material

The strain of the solitary parasitoid *A. tabida* used in our experiments was collected in Chasse-sur-Rhône (lat 45°34'N, long 4°48'E) in September 2008 and reared in the laboratory on *Drosophila subobscura* hosts, collected in The Netherlands in 1980. Wasps and their hosts were reared in a climate room (20° C, 60% relative humidity, and 16:8 h Light:Dark). Emerged females were allowed to mate with males from the rearing during 4 h and then were stored at

12° C with sugar water as source of carbohydrate and moisture until required for the experiments. For all experiments, tested females were 4–10 days old, and the second instar host larvae were 4–5 days old, the preferred host stage for *A. tabida* (van Alphen & Drijver 1981). One day prior to an experiment, wasps were allowed to oviposit in 15 hosts during 2 h at 20°C. We then selected only females that lay eggs (Samson-Boshuizen, Van Lenteren & Bakker 1973) and kept them at 20° C with sugar and water until the beginning of the experiment (Table III.2).

Experiment	Series	Number of females tested	Quality of the conditioning patch		Quality of the testing patch	
			Kairomone level ^a	Host density	Kairomone level ^a	Host density
1	A	21	1	1	4	0
	B	20	4	4	4	0
	C	18	16	16	4	0
2	D	22	1	1	4	1
	E	20	4	4	4	1
	F	19	16	16	4	1

Table III-2. The experimental setup. In the conditioning patch, the kairomones were emitted by the hosts effectively contained in the patch. In the testing patch, the amount of kairomones differs from the number of hosts. ^a Giver by the number of host larvae that produced kairomones during 24 h.

Experimental design

We performed 2 experiments in which 120 *A. tabida* females have visited 2 successive patches (60 females per experiment). In the first experiment, the first patch contained 1, 4, or 16 *Drosophila* larvae and the corresponding amount of kairomones. The second patch contained only kairomones emitted by 4 larvae. In the second experiment, the first patch was the same as in the first experiment, but the second patch contained kairomones emitted by 4 larvae and 1 host larva.

Patches were made by placing 200 µl of fresh water containing 80 mg baker's yeast on a Petri dish (Ø = 5 cm) containing a thin agar layer. The viscous yeast suspension was enclosed in a perspex ring (h = 3 mm, Ø = 2 cm) placed on the

center of the Petri dish. The excess water was evaporated to provide a suitable substrate for moving host larvae and searching parasitoids. To prepare the first patch, 1, 4, or 16 larvae were allowed to crawl and feed during 1 day prior to the experiment. Although the larvae are present in the patch, they leave a substance, used as kairomones by *A. tabida* females. The concentration of this substance is proportional to the number of hosts present (Galis & van Alphen 1981). The perspex ring was then removed. The first patch contained host larvae, and the corresponding amount of kairomones produced by them (van Alphen & Galis 1983). To prepare the second patch of the first experiment, only 4 larvae were allowed to crawl and feed during 24 h. Then, both the perspex ring and the larvae were removed. For the second experiment, one larva was left in the yeast. By this procedure, it is possible to manipulate the amount of kairomones emitted by the hosts (the apparent quality of the patch, corresponding to 4 larvae in the experiment), and the number of hosts present in the patch independently (i.e., the true quality of the patch, 0 or 1 larva).

The experiments

The first patch was offered to a single female (Table III.2). The female was introduced into the covered Petri dish. The exploitation of the first patch was terminated when the female left the patch for more than 60 s or when she attempted to migrate. The female was then isolated in a clean Petri dish with sugar water for 10 min. After this fixed time interval, a second patch was offered to the female, and patch residence time was measured in the same manner. During the experiment, we observed and recorded behavior continuously, using the event recording program “The Observer” (Noldus 3.0, 2000). The occurrence of ovipositions and the total duration of a patch visit were noted. Eighteen to 21 females were tested per treatment. The combinations of the first and second patches used in the 2 experiments are summarized in Table III.2. Each treatment was randomly assigned to a female regardless to her age.

Statistical analyses

For each treatment, the patch residence time was analyzed using Cox's proportional hazard model (Cox 1972; Collett 1994). This model estimates the hazard rate at time t , which can be interpreted biologically as a tendency to leave the patch. We estimated the effect of the different cues (concentration of kairomones from the current and the previous patch, number of encountered hosts, and age of the females) on the tendency to leave the current patch. The hazard rate $h(t)$ at time t in the patch is given by:

$$h(t, z_1, \dots, z_i, \dots, z_n) = h_0(t) \exp \left\{ \sum_{i=1}^n \beta_i z_i \right\},$$

where $h_0(t)$ is the baseline hazard function to leave the patch depending only on the time spent on it (all covariates are set to zero), z_i , the covariates which influence the tendency to leave the patch with bi contributions. If the expression $\exp\{\sum \beta_i z_i\}$ is lower than one, the patch-leaving tendency is reduced, resulting in an increase of the residence time, whereas a hazard ratio greater than one increases this tendency, resulting in a decrease of the residence time (Cox 1975). The mean residence times are given with standard error. All the analyses were carried out using R 2.11 software.

Results

The residence time in the first patch

Patch residence time increased as a function of patch density in the first visited patch. The mean residence time was, respectively, 221 s \pm 17 s (series A and D), 1054 s \pm 53 s (B and E), and 2518 s \pm 73 s (C and F) in the first patches. During the patch exploitation, the kairomone level and the number of ovipositions significantly decreased the patch-leaving tendency of *A. tabida* females (Table III.3 – first visited patch). The higher the kairomones level, the lower was the patch-leaving tendency ($\exp(\beta) = 0.42123$, $z = -6.973$, $P < 0.0001$). Each oviposition decreased female's patch-leaving tendency by a

factor of 0.491, but this incremental effect was dependent on the current patch density ($\exp(\beta) = 1.05179$, $z = 4.816$, $P < 0.0001$). An oviposition in a rich patch decreased the patch leaving tendency less than an oviposition in a poor patch. In the first patch as in the second patch, the age of the females did not influence her tendency to leave it (Table III.3).

	Covariates	β	SE(β)	$\exp(\beta)$	Z	P-value	Effect on the patch-leaving tendency
First visited patch	Patch density	-0.86457	0.12399	0.42123	-6.973	$3.10e^{-12}$	↓
	Oviposition	-0.71087	0.15666	0.49122	-4.538	$5.69e^{-6}$	↓
	Interaction between oviposition and patch density	0.05049	0.01049	1.05179	4.816	$1.47e^{-6}$	↑
	Age of the females	0.03802	0.05318	1.03875	0.715	0.475	
Second visited patch	Previous patch density	0.14683	0.02198	1.15816	6.680	$2.38e^{-11}$	↑
	Oviposition	-2.11216	0.32665	0.12098	-6.466	$1.01e^{-11}$	↓
	Interaction between oviposition and previous patch density	0.06787	0.02924	1.07023	2.312	0.0203	↑
	Age of the females	-0.04388	0.06118	0.95706	-0.717	0.4732	

Table III-3. Estimated regression coefficient (β) of a Cox proportional hazard model for tested covariates on the patch-leaving tendency of *Asobara tabia* foraging in conditioning patches and testing patches. SE, Standard error.

The patch residence time in the second patch containing only kairomones

The residence time in the second patch containing only kairomones (experiment 1, series A, B, and C) was strongly influenced by the previous patch density (Fig III-4). During the second patch exploitation, the previous patch density significantly influenced the patch-leaving tendency of *A. tabida* (Table III.3): The higher the previous patch density, the higher the patch-leaving tendency ($\exp(\beta) = 1.15816$, $z = 6.680$, $P < 0.0001$).

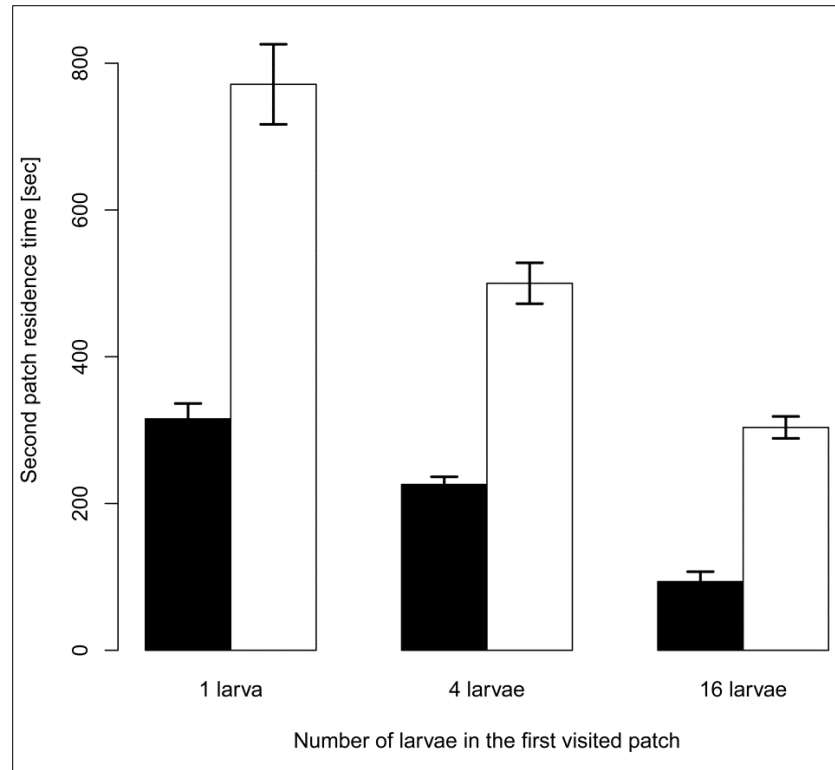


Figure III-4. Mean (\pm standard error) residence time in the second patch as a function of the quality of the first patch visited. In black: patches without larva, in white: patches with one larva.

The patch residence time in the second patch containing kairomones plus one larva

In this second patch, each female attacked the host larva. The oviposition decreased female's patch-leaving tendency by a factor of 0.121 (Table III.3). The residence time in the second patch that contained one larva is longer than in the one that contained only kairomones (Fig III-4). However, the effect of an oviposition on the second patch-leaving tendency was dependent on the density of the previously visited patch (Table III.3). The increase in residence time on the second patch containing a single host was more important when wasps experienced a patch containing 1 larva before (series D) than when it contained 4 or 16 hosts larvae (series E and F, respectively).

Discussion

The aim of the present study was to determine the different sources of information used to estimate the patch quality and to measure the possible interactions among them on the decision to leave the patch. In our study, we were able to manipulate two sources of information leading to an estimate of the patch quality, both effects being reported separately: The information gleaned in the previously visited patch (case of Fig III-3ii) and the information obtained during sampling on the current patch (case of Fig III-3iv). We were able to show that the parasitoid estimates the patch quality relative to that of the previous patch in addition to perceiving the chemical cues on arrival (case of Fig III-3iii) because we observed the foraging behavior in a patch containing the same level of kairomones (regardless of the previous patch and the presence of one larva in the subsequent patch). We showed that prepatch experience strongly influences the responsiveness of *A. tabida* females in a patch containing only kairomones. This variable persistence of a parasitoid to search for hosts in a patch containing only kairomones is evidence of the relative estimate of patch quality on arrival because in our experiment, the effect of this chemical cue is not linked to the sampling in the patch. We also showed that prepatch experience modified the effect of encountering a host on the patch residence time: The poorer the patch seemed, the weaker was the incremental effect. This second result indicated that *A. tabida* females updated their estimate of patch quality during foraging in accordance to their prior estimate.

In a recent study, Thiel and Hoffmeister (2006) showed that host density of the previous patch weakly influences future patch-leaving decision of *A. tabida*, the species used in the present study. In their study, the foraging behavior was observed on patches containing a given number of hosts and the corresponding level of kairomones. The effect of the information obtained on arrival in a patch is confounded with the effects of all the intrapatch events because of the exact correspondence between the strength of the chemical cue and host density in the

patch. Our experimental setup demonstrates unsuspected abilities of parasitic wasps to estimate patch quality by integrating different sources of information.

Our results showed that parasitic wasps are able to both accurately estimate the patch quality at arrival and update this estimate by sampling the resource, something so far not demonstrated in other taxa, such as rodents and birds (Valone & Brown 1989). In the case of *A. tabida*, the distribution of *Drosophila* larvae is the result of an aggregation response of *Drosophila* females (Bartelt, Schaner & Jackson 1985; Takahashi 2006; Lof *et al.* 2008). Patches closer to each other are thus more likely to be infested by fruit flies than those further away. As a consequence, we expect *A. tabida* and other *Drosophila* parasitoids to be sensitive to the density of the previous patch (see Outreman *et al.* 2005) because the expectation to find a patch of a quality similar to that of the previous one is higher than that of finding one that differs considerably in density. Thus, the ability of estimating the initial quality of a given patch, taking previous experience into account, is consistent with the ecology of *A. tabida*. Moreover, the fact that *A. tabida* females linked oviposition to the relative estimate of patch quality is also consistent with its ecological conditions. To corroborate the value of the chemical cue perceived on arrival to the number of hosts in the patch is relevant when cues value vary in space and time. Hilker and McNeil (2008) pointed out that parasitoids cope with an “unstable infochemical environment” and need to gain information about the strength of chemical cues. The information processing demonstrated in our study might require calculation. For example, Iwasa *et al.* (1981) proposed a Bayesian estimating function of the remaining number of resource items in a patch, which is based on the number of prey encountered at time t in the patch. This model is widely cited in the case of foraging parasitic wasps (for a review, see van Alphen *et al.* 2003). However, to estimate patch quality in such way is unrealistic and cannot be achieved by cognitive processes of any organism. Pierre (2011) recently demonstrated that a simple mechanism of motivation depending both on the perception of patch quality at arrival and on the number of encounters with resource items (initially proposed by Waage 1979) mimics

precisely the theoretical Bayesian solution. This proximate solution implies that the responsiveness of the forager – which is fixed at arrival according to perceived cues of the patch quality – decreases with time and suddenly increases (Waage 1979) at each resource encounter. Such variation in motivation level was demonstrated for many parasitoid species (van Alphen *et al.* 2003; Wajnberg 2006) and bumblebees (Lefebvre *et al.* 2007; Biernaskie *et al.* 2009). Even humans have been shown to use such mechanism in a foraging task (Louâpre, van Alphen & Pierre 2010). However, this motivation model is simplistic and cannot explain the results of our study. Indeed, in Waage's model, the responsiveness of the forager at arrival in a patch is linearly linked to cues from this patch and is not modified by prepatch experience. Moreover, both the rate of decay in motivation and the responsiveness arousal at each resource encountering are unrelated to prepatch experience. Even if some of our results are in accordance with this proximate mechanism (the residence time in the first patch related to its quality and the incremental effect of the oviposition), we also demonstrated that the motivation function could be modified by prepatch experience. We specifically showed that the increment is tuned by the experience, and we pointed out that further investigations are required to show which other motivation parameters are modified by the experience, taking into account the fact that all the motivation parameters cannot be identified separately (Pierre 2011). It is plausible that memory affects these parameters in foraging parasitic wasps and other organisms and allows them to estimate relative patch quality. Learning and memory are known to be adaptive when a forager needs to retain information from previous patches and retrieves it at arrival in a new patch (Eliassen *et al.* 2009). However, to be adaptive, the cost of collecting information must be lower than the cost of an inappropriate patchleaving decision (Dukas 1999; Olsson & Brown 2006). Further research is required to highlight the link between motivation to forage and memory.

Funding

Grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. European Marie Curie Chair program COMPAREVOL, by the CLIMEVOL program founded by the French National Agency for Research and by the ECOCLIM program founded by the Région Bretagne.

All experiments conducted in this study comply with the current laws of France.

ARTICLE 2

Carbon dioxide narcosis modifies the patch leaving decision of foraging parasitoids

Philippe Louâpre, Jean-Sébastien Pierre

Authors' affiliations University of Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio,
263 avenue du Général Leclerc, CS 74205, 35042
Rennes Cedex, France.

Article information *Animal Cognition* (2011, *in press*)
DOI : 10.1007/s10071-011-0464-8

Key words Optimal foraging, Patch estimate, Anesthesia,
Memory, Parasitoid, Decision-making.

Abstract

Gleaning information is a way for foragers to adjust their behavior in order to maximize their fitness. Information decreases the uncertainty about the environment and could help foragers to accurately estimate environmental characteristics. In a patchy resource, information sampled during previous patch visits is efficient only if it is retained in the memory and retrieved upon arrival in a new patch. In this study, we tested whether the braconid *Asobara tabida*, a parasitoid of *Drosophila* larvae, retains information gleaned on patch quality in the memory and adjusts its foraging behavior accordingly. Females were anesthetized with CO₂ after leaving a first patch containing a different number of hosts and were allowed to visit a second patch containing only kairomones. CO₂ is known to erase unconsolidated information from the memory. We show that in the absence of a short CO₂ narcosis, females responded according to their previous experience, whereas anesthetized females did not. The anesthetized females stayed a given time in the second patch irrespective of what they encountered before. CO₂ narcosis had no effect on the residence time of the non-experienced females in a patch containing hosts or only kairomones in comparison with the non-anesthetized females that had a previous foraging experience. We conclude that CO₂ narcosis erases the effect of the previous patch quality, perhaps due to a memory disruption. Direct information processing is likely to be involved in parasitoid decision making through retention of the information on the previous patch quality into a CO₂ sensitive memory.

Introduction

Faced with a patchily distributed resource, foragers may optimize their resource intake rate by adjusting residence time on patch quality (Charnov 1976). A forager should leave a patch when the instantaneous resource intake falls below the average gain in the environment in order to maximize its yield (Marginal Value Theorem, Charnov 1976). Naïve foragers should initially use genetically fixed knowledge about the environment as this “marginal threshold”. McNamara and Houston (McNamara & Houston 1985, 1987) showed that foragers could also use experience to reach the optimal decision without being omniscient. More generally, information helps the forager to estimate both local parameters, patch quality (Green 1980; Iwasa *et al.* 1981; Olsson & Brown 2006), and large-scale modifications of the habitat conditions (Mangel 1990). For example, only two key pieces of information are needed to estimate the average rate of gain in the habitat: interpatch travel time and the quality of the previous patches (Tentelier *et al.* 2006). This information is gleaned during the forager's experience.

In order to accurately estimate habitat features, information learned from patch to patch should be stored in the memory and retrieved upon arrival in a new patch (Dunlap *et al.* 2009). Learning consists of three distinct stages: the acquisition of information, its storage in the memory and its retrieval, leading to behavioral alteration (Kawecki 2010). Both learning and memory decrease the uncertainty about the habitat at different scales and allow adaptive phenotypic plasticity (Oaten 1977; McNamara & Houston 1985; Stephens & Krebs 1986; Real 1992; Agrawal 2001; Dukas 2004; Dall *et al.* 2005; Vásquez *et al.* 2006). The memory dynamic is related to the spatial and temporal variability of the environment, depending on the reliability of the perceived information (Kerr & Feldman 2003; Eliassen *et al.* 2009). A short-term retention of information is favored in rapid temporal and/or spatial changes in the environment and when information about the patch is accurate at a certain moment but unstable over a long period of time. Conversely, stable but heterogeneous environments make

the long-term retention of information more useful for foragers (Eliassen *et al.* 2009). Such cognitive abilities are widespread in the animal kingdom (Shettleworth 1993, 2001; Dukas 2004, 2008) and have been extensively studied in insects such as fruitflies, honeybees, bumblebees or parasitoid species (Vet, Lewis & Carde 1995; Menzel & Muller 1996; Menzel 1999; Margulies, Tully & Dubnau 2005; Barron 2009; Hoedjes *et al.* 2011). In insects, the retention of information could last from minutes to days or even longer depending on the situation in which the memory is implied. In bumblebees for example, short-term memory involves during intrapatch and interpatch foraging, whereas interbout travel involves the long-term retention of information (Menzel 1999; Raine & Chittka 2007).

Here, we studied whether information acquisition in a patch is retained during its exploitation and is retrieved in a subsequent patch by a hymenopteran parasitoid that lays eggs in hosts. In such foragers, both learning and memory are likely to be decisive because their foraging success is directly linked to fitness (Godfray 1994). Parasitoids have to cope with a variable patchy host resource. Thus, remembering what was encountered in previous patches could help them to more accurately estimate both the subsequent patch quality and the average patch quality in the environment. Many parasitoid species have been shown to modify their decision to leave a patch according to their off-patch experience, such as interpatch travel time and previous patch quality (Visser, Alphen & Nell 1992; van Baaren, Boivin, *et al.* 2005; Outreman *et al.* 2005; Tentelier *et al.* 2006; Thiel & Hoffmeister 2006; Wajnberg *et al.* 2006; Muratori *et al.* 2008; Thiel 2011). Taking this into consideration, it is expected that parasitoids could use memory to retain quantitative information about the previous visited patch in order to assess the subsequent patch quality relatively.

One way to highlight the dynamic cognitive process of memorization in insects is to disrupt it by carbon dioxide narcosis (Kohler *et al.* 1999). CO₂ is known to have various effects on the behavioral, physiological and metabolic characteristics of insects (Nicolas & Sillans 1989), as already shown in

fruitflies (Barron 2000; Badre, Martin & Cooper 2005) and parasitoid rove beetles (Lizé *et al.* 2009). Focusing on memory, CO₂ narcosis specifically erases some forms of unconsolidated memory and often impairs the memorization of recent events (Lovell & Eisenstein 1973; Breed 1981). We used this property to test whether a foraging parasitoid retains information gleaned from patch to patch in an anesthesia-sensitive memory. All of the retained information at least passes into an anesthesia-sensitive short-term memory; however, we must point out that the CO₂ narcosis does not allow to test whether this information eventually passes into a long-lasting memory such as a protein-synthesis-dependent memory.

We carried out experiments on *Asobara tabida* females (Hymenoptera: Braconidae), which lay their eggs in *Drosophila* larvae aggregated over fermenting substrates such as fruit or sap fluxes (Ellers, Bax & van Alphen 2001). *Asobara tabida* females are attracted by so-called kairomones which are any product emitted by hosts during their life and used by parasitoids to their advantage (e.g. feces and moulting). In a recent study, Louâpre *et al.* (2011) observed that the density of the previous patch modified the decision to leave the subsequent patch containing only kairomones: the richer the previous patch, the shorter the residence time in the subsequent one. Behavior on empty patches can nicely mirror changes in parasitoid search motivation (Thiel & Hoffmeister 2009) because the motivation to stay in such patch is only linked to the responsiveness to kairomones, not to host encounter or oviposition. We tested the effect of CO₂ narcosis on experienced females foraging on a patch containing only kairomones. We first tested whether the narcosis procedure alters the foraging behavior of *A. tabida* females without any recent foraging experience. Then, we tested whether the CO₂ anesthesia affects the decision of the experienced females to leave the patch according to the quality of the previously visited patch.

Materials and methods

Biological material

The *Asobara tabida* strain used in this study was collected in Chasse-Sur-Rhône (France, 45°34'N, 4°48'E) in September 2008 and reared in the laboratory on *Drosophila subobscura* hosts that were collected in the Netherlands in 1980. Every female was mated just after emergence and stored at 12°C until the experiment to erase age effect by decreasing metabolic rate. Low temperature exposure induces changes in the foraging behavior of insects (van Baaren, Outreman & Boivin 2005; Wilson, Holway & Nieh 2006) but each female was subjected to the same stored condition in our experiment. One day prior to the experiment, the naive 3-5-day-old females were allowed to search and oviposit in a pre-experimental patch containing 20-s-instar *Drosophila* larvae. This procedure ensured that each wasp used responded to the kairomones emitted by the hosts and exhibited an ovipositing behavior. The females that laid eggs were then kept at 20°C with sugar water until the experiment. The combinations of treatments for the two experiments are summarized in Table III.4.

Experiment	Series	CO ₂ narcosis before the first patch	Patch 1		CO ₂ narcosis before the second patch	Patch 2	
			Kairomone level*	Host density		kairomone level*	Host density
1	A	-	4	0			
	B	✓	4	0			
	C	-	4	4			
	D	✓	4	4			
2	E	-	1	1	-	4	0
	F	-	1	1	✓	4	0
	G	-	4	4	-	4	0
	H	-	4	4	✓	4	0
	I	-	16	16	-	4	0
	J	-	16	16	✓	4	0

* Given by the number of host larvae that produced kairomones during 24 h.

Table III-4. The experimental setup.

Experiment 1 (control) : CO₂ narcosis effect on the females without recent foraging experience

We first tested whether CO₂ narcosis affected the decision to leave a patch in foraging females that had not experienced any patches since their emergence except the pre-conditioning patch. The patches used in the experiment consisted of a viscous suspension of baker's yeast (200 µl of fresh water containing 80 mg of yeast) laid on a Petri dish (Ø = 5 cm) containing a thin agar layer. This viscous suspension was enclosed in a Perspex ring (Ø = 2 cm) placed in the center of the Petri dish thus preventing larvae from escaping. Four second-instar *D. subobscura* larvae (4 days old, length ≈ 2 mm) were introduced in a similar patch 24 h ± 1 h before the experiment to ensure the presence of kairomones. The Perspex ring surrounding the patch was then removed just before the beginning of the experiment. This patch thus contained both the larvae and the corresponding amount of kairomones (van Alphen & Galis 1983). Before visiting the patch, half of the females were individually placed in a glass tube (Ø = 2 cm, *h* = 5 cm) that was covered with a foam cork. A constant 100% CO₂ flow was introduced in the tube for 5 s. The anesthetized females were then isolated in a clean Petri dish with sugar water for 10 min in order to recover before being introduced into the patch. The other half of the females was used as a control (they were not anesthetized) and subjected to exactly the same sequence, except for the CO₂ treatment.

We also tested whether the CO₂ narcosis specifically affected the ability of the naive females to evaluate the patch quality through the kairomone level perceived upon arrival in the patch, regardless of what they encounter during its exploitation. In this second control, both the Perspex ring and the four larvae were removed just before the experiment. Thus, the patch only contained a kairomone level corresponding to the four larvae but did not contain any larvae. Half of the females that visited this patch were also anesthetized before, as detailed above.

Experiment 2 : CO₂ narcosis effect on the memory of the previous patch quality

We tested the ability of the females subjected to the CO₂ treatment to assess patch quality upon arrival in a patch, relatively to a previously visited patch. The females visited two successive patches with a constant interpatch delay of 10 min. The first patch contained either 1, 4 or 16 larvae and the second patch only contained a kairomone level corresponding to four larvae, but did not contain any larvae. With these three levels, the second patch was either less, equally or more profitable than the first patch. Half of the females were individually anesthetized immediately after leaving the first patch. The females were isolated in a clean Petri dish with sugar water for 10 min before being introduced into the second patch.

Data collection and statistical analyses

For each of the visited patches in the two experiments, we continuously observed the foraging behavior of the females. We recorded the time spent in a patch, the number of ovipositions and the frequency of oviposition when the patch contained larvae, with the event recorder The Observer[®] (Noldus 3.0). The exploitation of the patch was considered to be finished when the female left the patch for more than 60 s or when she attempted to migrate by the lid. Fourteen to 16 females were tested per treatment. Our data did not follow a normal distribution, and therefore, we used Generalized Linear Models (GLM) for the analysis. A gamma distribution with an inverse link function was used to analyze the patch-residence times and the frequency of oviposition, whereas a Poisson distribution with a log link function was used to analyze the oviposition occurrences. The combination of factors included in the models is given for each result. The mean residence times are given with the standard errors in Figures III-5, III-6. All of the analyses were carried out using the R 2.11 software (R development core team, 2010).

Results

Experiment 1 (control) :

CO₂ narcosis effect on foraging behavior of females without recent foraging experience

The residence time in a patch that contained four larvae was higher than in a patch that contained only the related amount of kairomones, whereas CO₂ narcosis did not have any significant effect on the residence time in both patches (presence of larvae: $F_{1,57} = 242.18$, $P < 0.001$; anesthesia: $F_{1,58} = 0.09$, $P = 0.76$; presence of larvae \times anesthesia: $F_{1,56} = 0.08$, $P = 0.77$) (Figure III-5).

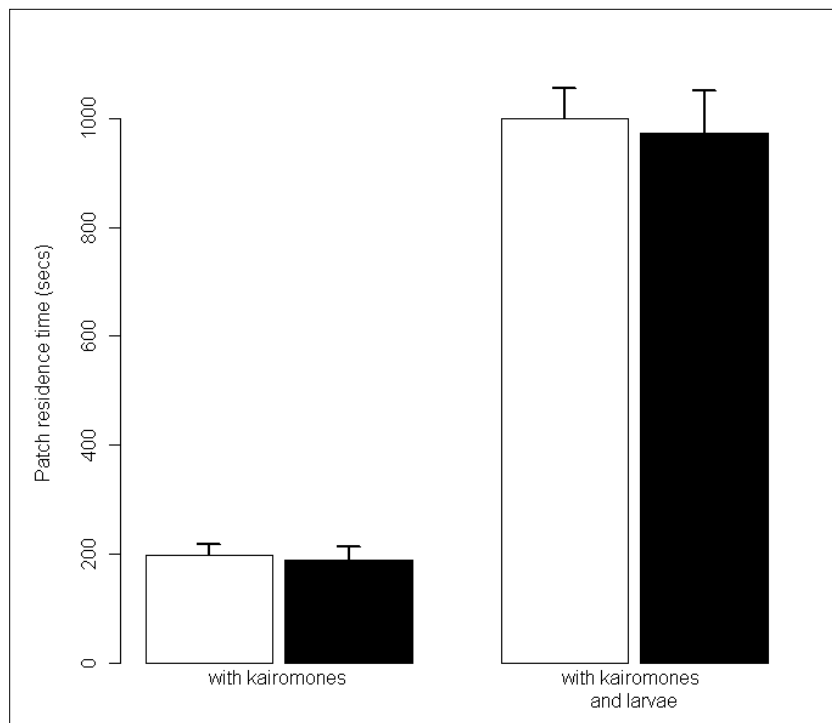


Figure III-5. Patch residence time of naive *A. tabida* females after CO₂ narcosis (black bars) or not (white bars). The visited patch either contained kairomones only, corresponding to four larvae, or kairomones plus four larvae. N = 15 for each treatment. Error bars: standard errors.

In patches that contained both larvae and the related amount of kairomones, CO₂ narcosis did not have any significant effect on the number of ovipositions (anesthesia: $F_{1,28} = 6.3016$, $P = 0.70$), nor on the number of hosts parasitized per time unit (anesthesia: $F_{1,28} = 0.8572$, $P = 0.3624$). Both anesthetized and control

females laid on average 3.66 ± 0.16 eggs in the patch containing four larvae at a rate of 0.236 ± 0.014 eggs per minute.

Experiment 2 :

CO₂ narcosis effect on the memory of the previous patch quality

The effect of the previous patch quality on the residence time depends on the CO₂ treatment (interaction between the previous patch quality and the CO₂ treatment: $F_{5,83} = 21.108$, $P < 0.001$). The quality of the previously visited patch strongly influenced the residence time of the non-anesthetized females in the second patch containing kairomones emitted by four larvae (previous patch quality: $F_{2,42} = 5.1289$, $P < 0.001$) (Figure III-6).

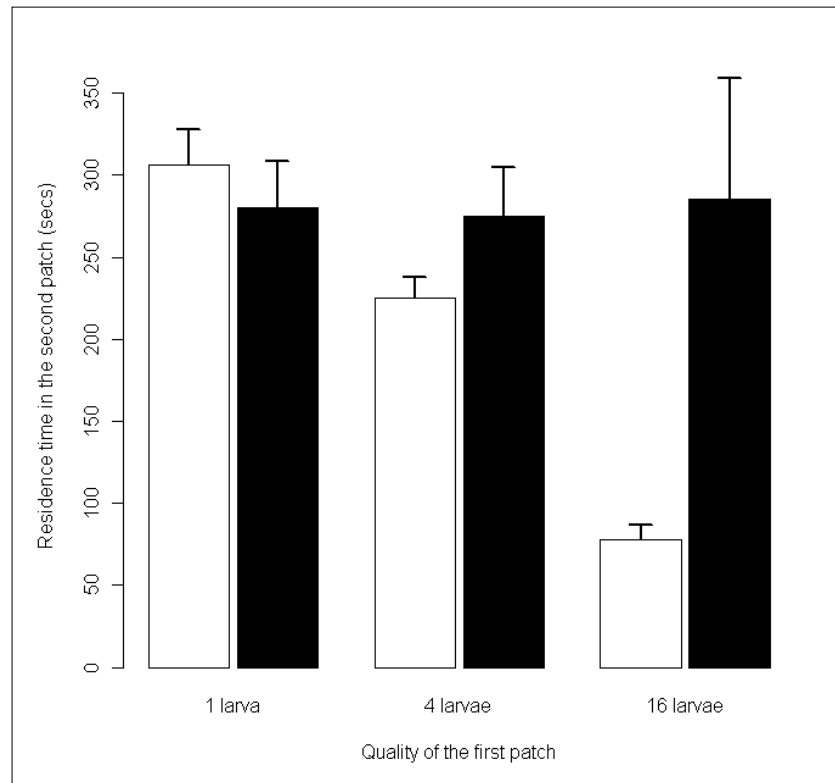


Figure III-6. Residence time in the second patch containing only kairomones emitted by four larvae as a function of the quality of the previous patch visited by *A. tabida* females. These females were either anesthetized (black bars) or not (white bars) after leaving the first patch. N = 14-16 for each treatment. Error bars: standard errors.

After CO₂ narcosis, the quality of the previous patch did not influence the second patch residence time (previous patch quality after anesthesia: $F_{2,41} = 9.1768$, $P = 0.9717$) (Figure III-6). The residence time of CO₂ anesthetized females in patches containing only kairomones in experiment 2 was longer than in the similar patch used in experiment 1 ($t = -2.81$, $P < 0.01$): on average, the experienced females stayed 279.91 ± 28.62 seconds while the naive females stayed 187.35 ± 25.56 seconds.

Discussion

Our results show that *A. tabida* females do not respond to previous patch density in a subsequent patch containing only kairomones after a short CO₂ narcosis. They stay a given time in the second patch regardless of what they encountered before. In contrast, non-anesthetized females adjust their residence time in the second patch according to what they encountered before. The more hosts they encountered in the previous patch, the less time they stay in the subsequent patch.

Our results highlight some aspects of the use of information by *A. tabida* females estimating patch quality upon arrival on the patch. In parasitoid wasps and other insects, foragers are assumed to enter a patch with an initial attractiveness to resource cues (reviewed in van Alphen *et al.* 2003; Wajnberg 2006). Because the initial level of attractiveness for kairomones is related to the number of hosts potentially present in the patch, this level has been viewed as a prior estimate of the patch quality (Waage 1979; Iwasa *et al.* 1981). It was recently shown that the previous patch density strongly influences the responsiveness to kairomones of *A. tabida* females, which estimate the patch quality relatively to their pre-patch experience (Louâpre *et al.* 2011). We show here that after being anesthetized, females do not respond to the previous patch density and stay a given time in the second patch containing only kairomones. The residence time thus is related only to host-associated cues, providing information on the apparent quality of the patch. CO₂ may alter the ability of the wasp to take past experience into account in order to evaluate the patch

quality. Under this hypothesis, information on the previous patch quality could be erased by the narcosis treatment, and the wasps thus behave as if they have forgotten this information. In habitats favorable for *A. tabida*, fermenting fruit contains different numbers of host larvae (Ellers & van Alphen 1997). According to Thiel and Hoffmeister (2004), the travel time between fermenting fruit containing hosts only lasts a few minutes. Thus, the patch quality varies in space and time, and rapid modifications of resource distribution occur at the scale of a parasitoid lifetime. Eliassen *et al.* (2009) showed that the gain achieved by a learning forager depends on stochasticity in resource encounters, variability in patch distribution and trends in the habitat. To base the decision to leave a patch according to recent experience may be adaptive in the case where latest foraging events provide reliable information about the state of the habitat (Real 1991, 1992), as is the case in the favorable end of the range of habitats in which *A. tabida* evolved. However, in other *A. tabida* habitats, with lower patch density than in fermenting fruit, such as sap trees, a larger temporal retention of information could be more adaptive than a short-term one (Eliassen *et al.* 2009). Whether *A. tabida* females are capable of long-term retention of their previous experience remains unknown, but our results clearly give insights on their ability to retain and use their previous experience on the short term. It could be plausible that information about the previous patch passes into a long-term memory requiring protein synthesis, but further investigation is required to test the hypothesis of a larger temporal memory.

In our experiment, CO₂ narcosis affects the decision of experienced *A. tabida* females to leave the patch and has no observable effect on the foraging behavior of the naive parasitoids. However, when only kairomones were offered to CO₂ treated females, either experienced or not, the experienced females stayed longer in a patch containing only kairomones than the naive females. The difference in the patch residence time is observed between two independent experiments, many experimental artifacts could be responsible for such observation, and no definitive conclusion can be drawn from this comparison. We hypothesize that CO₂ did not completely erase the effect of

previous patch experience on the decision of experienced females to leave the subsequent one. Another mechanism, not based on CO₂-sensitive memory, is likely to be involved in our experiment. Both habituation to kairomones or fatigue have been mentioned to explain an early pre-patch response of *A. tabida* (van Alphen & Galis 1983) by reducing the residence time in the subsequent patch. In our case, the opposite effect is found, and such mechanisms are unlikely to explain our results. Driessen and Hemerick (1992) and Casas *et al.* (2000) showed that egg load also influences the foraging behavior of parasitoids. In our experiment, anesthetized females that had laid a different number of eggs in the previous patch stayed a constant amount of time in the subsequent one. It seems unlikely that the lack of previous patch response after CO₂ narcosis is due to egg depletion; however, our results tend to show that ovipositing in a previous patch – regardless of the number of times – affects the decision to leave the subsequent patch by a CO₂ resistant process other than the ones mentioned above. To have a recent ovipositing experience could induce physiological changes not linked to memory. This physiological modification could explain the behavioral response observed in *A. tabida* females.

To conclude, a short CO₂ treatment modified the decision to leave the patch for female *A. tabida* in our experiment, erasing the quantitative effect of the previous patch quality. This suggests that CO₂-sensitive memory mechanism is involved in the decision-making process that determines when to leave a patch. Further empirical investigations are necessary to completely define the memorization processes occurring during foraging in parasitoid.

Acknowledgements

We are grateful to A. Thiel, V. Martel and A. Lizé for comments on a previous version of the manuscript. We also thank Sara Mullin for English corrections. This research was supported by a grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. This publication is part of the Marie Curie excellence chair program COMPAREVOL (comparevol.univ-rennes1.fr), the ECOCLIM program founded by the "Region Bretagne"

(Brittany) and the CLIMEVOL program founded by the French National Agency for Research (ANR). All experiments conducted in this study comply with the current laws of France.

CHAPITRE IV. Le mécanisme proximal du départ de l'agrégat

PRÉFACE AU CHAPITRE IV

Objectifs

La réalisation d'une prise de décision cohérente avec un processus d'estimation bayésienne ne requière que les capacités de calculs limitées du mécanisme motivationnel de Waage (1979). Dans le chapitre précédent, nous avons montré comment l'information perçue par des femelles parasitoïdes influence la prise de décision de quitter un agrégat. Cependant, ces travaux – tout comme les nombreuses études sur le comportement d'approvisionnement – ne permettent pas d'approcher de manière directe les mécanismes cognitifs sous-jacents aux comportements observés. Les paramètres du modèle de Waage ne sont pas tous estimables séparément à partir de la seule mesure du temps de résidence. Cette non-estimabilité rend donc d'autant plus délicate l'étude du processus chez les organismes classiquement utilisés. En tenant compte des difficultés intrinsèques au modèle motivationnel ainsi que des particularités propres aux modèles biologiques, l'objectif de ce chapitre est donc :

- ✓ D'observer de manière directe chez un organisme vivant le processus motivationnel durant l'exploitation d'agrégats. (**ARTICLE 3**).
- ✓ D'ajuster le modèle motivationnel au profil observé, et de quantifier la convergence avec un estimateur bayésien de la qualité d'un agrégat (**ARTICLE 3**).

Le modèle biologique utilisé et l'approche suivie

La mise à jour bayésienne pouvant être implémentée par un mécanisme motivationnel, nous avons étendu l'approche classique de l'étude du comportement d'approvisionnement à un modèle biologique rarement utilisé en écologie comportementale : l'Homme. Dans cette étude, nous exploitons les particularités de l'Homme confronté à l'exploitation d'une ressource distribuée

en agrégats dans l'environnement. Il s'agit en effet du seul modèle biologique qui permet d'étudier de manière directe et simple un mécanisme basé sur une variable interne à l'individu. L'Homme est doté d'une conscience et d'un langage permettant, par introspection, d'approcher un tel processus. Tout en tenant compte des limites de cette approche (voir article 3), le sujet humain peut lui-même évaluer et communiquer sa motivation à exploiter un agrégat lorsqu'il est confronté à une telle situation. Le but de cette étude est donc bien d'étudier de manière plus directe l'implémentation d'un processus bayésien chez l'humain, et non de le mettre dans des conditions strictement similaires à celles rencontrées par les modèles biologiques classiquement utilisés. Nous pouvons ainsi approcher de manière plus directe le processus motivationnel tout en mesurant le comportement effectué par les sujets par l'approche probabiliste classique du départ de l'agrégat (Fig. IV-1).

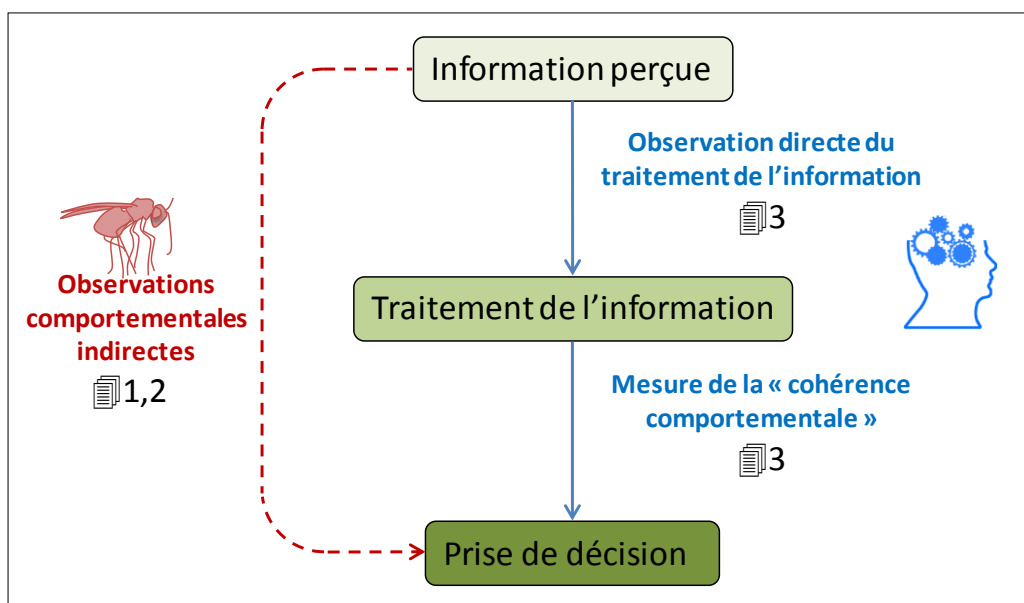


Figure IV-1. L'utilisation du sujet humain : son intérêt par rapport aux insectes parasitoïdes. L'utilisation de l'humain permet d'approcher de manière plus directe le traitement de l'information sous-jacent à la prise de décision. 📄 : Les articles concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.

Des travaux récents ont révélé certaines convergences entre le comportement d'approvisionnement humain et celui observé chez de nombreux insectes parasitoïdes (Hutchinson *et al.* 2008; Wilke *et al.* 2009; Wilke & Barrett 2009).

Hutchinson *et al.* (2008) a par exemple utilisé un jeu vidéo afin d'étudier les règles de départ d'un agrégat par l'approche probabiliste. Ils n'ont cependant pas clairement établi un lien avec les processus cognitifs sous-jacents à la prise de décision de quitter l'agrégat. Le mécanisme proximal basé sur la motivation à rester dans l'agrégat s'inspire pourtant largement de concepts issus de l'introspection humaine (éveil attentionnel, lassitude, expériences négatives et positives). Nous avons donc étudié la prise de décision du départ de l'agrégat en utilisant une application virtuelle créée pour les besoins de l'étude. Cette approche a plusieurs avantages comme la maîtrise de l'environnement exploré et de la qualité des agrégats exploités où bien le suivi en temps réel du comportement des sujets. Il nous est ainsi possible de paramétrer différents environnements et d'étudier le comportement d'approvisionnement ainsi que les mécanismes proximaux utilisés en relation avec la variabilité de la distribution de la ressource.

Les principaux résultats

Le mécanisme incrémental s'est avéré être le modèle motivationnel qui décrit le plus fidèlement la motivation déclarée par la majorité des sujets testés. La découverte d'un item augmente en effet de manière importante la motivation à rester dans l'agrégat, et ce indépendamment de la distribution de la ressource (**ARTICLE 3**). Comme l'a suggéré Waage (1979) dans son modèle original, la valeur des incréments ne semble pas être constante chez les humains mais décroît en fonction du temps depuis la dernière rencontre. Cet effet est troublé par un large bruit. L'ouverture d'un coffre vide diminue la motivation à rester dans l'agrégat mais cet effet est très inférieur à l'effet incrémental de l'ouverture d'un coffre plein. Cet effet est distinct de la démotivation temporelle. Ces résultats sont cohérents avec l'analyse probabiliste du risque de quitter l'agrégat (**ARTICLE 3**). Pour la première fois, nous pouvons établir une convergence entre le mécanisme proximal et l'approche statistique.

ARTICLE 3

Humans and insects decide in similar ways

Philippe Louâpre¹, Jacques J.M. van Alphen^{1,2},
Jean-Sébastien Pierre¹

Authors' affiliations ¹ University of Rennes 1, UMR CNRS 6553
EcoBio, 263 avenue du Général Leclerc, CS 74205,
35042 Rennes Cedex, France.

² Institute of Biology, Leiden University, PO Box
9516, 2300 RA Leiden, The Netherlands.

Article information *PLoS ONE* 5(12): e14251 (2010)
DOI : 10.1371/journal.pone.0014251

Key words foraging, human, decision-making, motivation,
incremental mechanism.

Abstract

Behavioral ecologists assume that animals use a motivational mechanism for decisions such as action selection and time allocation, allowing the maximization of their fitness. They consider both the proximate and ultimate causes of behavior in order to understand this type of decision-making in animals. Experimental psychologists and neuroeconomists also study how agents make decisions but they consider the proximate causes of the behavior. In the case of patch-leaving, motivation-based decision-making remains simple speculation. In contrast to other animals, human beings can assess and evaluate their own motivation by an introspection process. It is then possible to study the declared motivation of humans during decision-making and discuss the mechanism used as well as its evolutionary significance. In this study, we combine both the proximate and ultimate causes of behavior for a better understanding of the human decision-making process. We show for the first time ever that human subjects use a motivational mechanism similar to small insects such as parasitoids (Waage 1979) and bumblebees (Lefebvre *et al.* 2007) to decide when to leave a patch. This result is relevant for behavioral ecologists as it supports the biological realism of this mechanism. Humans seem to use a motivational mechanism of decision making known to be adaptive to a heterogeneously distributed resource. As hypothesized by Hutchinson *et al.* (2008) and Wilke and Todd (2010), our results are consistent with the evolutionary shaping of decision making because hominoids were hunters and gatherers on food patches for more than two million years. We discuss the plausibility of a neural basis for the motivation mechanism highlighted here, bridging the gap between behavioral ecology and neuroeconomy. Thus, both the motivational mechanism observed here and the neuroeconomy findings are most likely adaptations that were selected for during ancestral times.

Introduction

From basic behaviors to complicated decisions, all animals, including humans, have to make choices throughout their life in order to maximize their utility function (Sibly & McFarland 1976; Mangel & Clark 1986; McNamara & Houston 1986; Rangel, Camerer & Montague 2008). The choice of the best option can be defined either in proximate terms (satisfaction, welfare, reinforcement) or in ultimate functions (fitness); however, proximate decision cues are supposed to have a predictive value for fitness. Neuroeconomists study the proximate mechanisms of such decisions in humans and look at the role of the different brain areas in the decision process (Glimcher 2003). On the other hand, behavioral ecologists interpret the proximate mechanisms of decision-making in animals within the framework of a natural selection process (Krebs & Davies 1997). We note that similar problems are studied in both fields, but from a different point of view. For example, human and animal decisions in terms of foraging activities are studied in situations where the resource distribution is clumped in patches (e.g. information on the internet for humans Pirolli 2005; and prey for animals Charnov 1976). Thus, it is important to decide when the current action should be continued (foraging on the current patch) and when to switch to another action (leave the patch) in order to maximize the yield. This problem originated from Charnov's well-known Marginal Value Theorem (1976). He identified the optimal decision to leave the current patch as a function of the rate of energy gain in the environment. Iwasa *et al.* (1981) later showed that the optimal decision should rely on a Bayesian estimation of the number of prey remaining in a patch.

Behavioral ecologists have suggested that insects such as parasitoids and bumblebees use a motivational mechanism (Waage 1979; Driessen *et al.* 1995) (Fig IV-2) to perform these tasks. Here, the term motivation is defined according to the implicit motivational system described by McClelland *et al.* (1989): motivation is a biological variable that drives a behavior in the sense that it energizes, directs and selects behavior (Melton 1952; Schultheiss *et al.*

2008). Dorman and Gaudiano (1995) following Hull (1943) and Skinner (1938), provide a very similar definition: “the internal force that produces actions on the basis of the momentary balance between our needs and the demands of our environment”. These definitions apply to both humans and animals, and this concept is assigned to the category of hidden or latent variables, which cannot be measured directly but only by its correlation with an observable behavior.

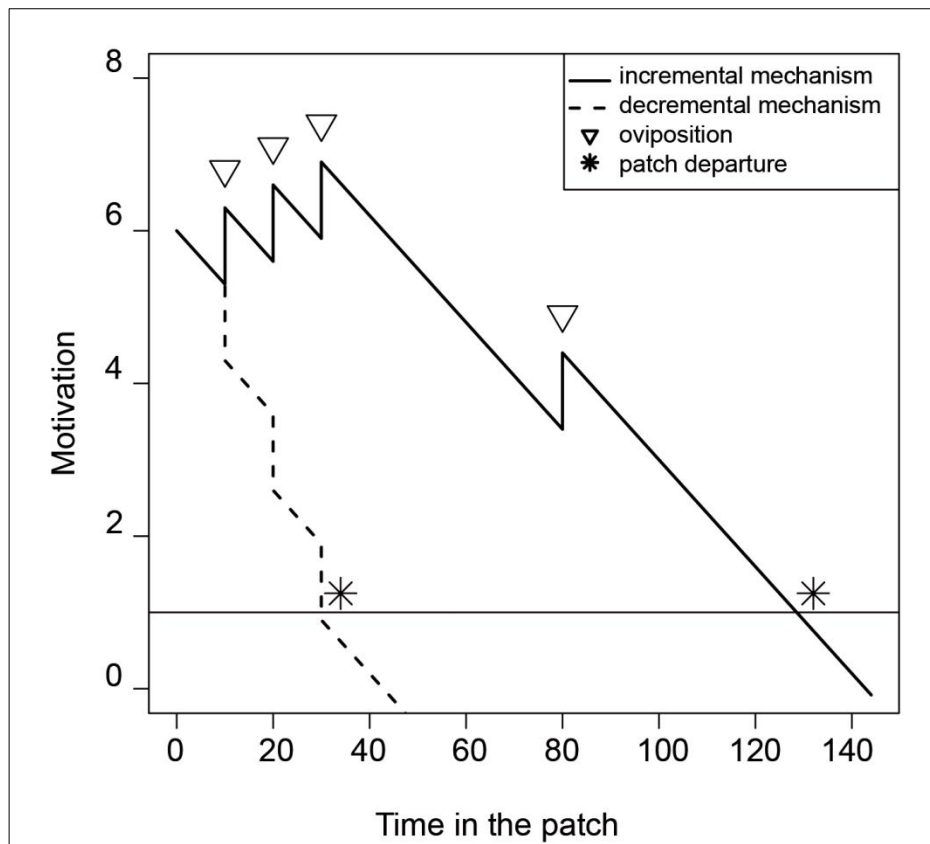


Figure IV-2. The motivational mechanisms of decision-making in parasitoids and bumbles. The insect enters a patch with an initial motivation to stay, which decreases linearly when no reward is found (in the case of parasitoids, hosts for laying eggs). Note that the motivation suddenly increases (incremental mechanism —) or decreases (decremental mechanism - -) when a reward is found (Δ). The decision to leave the patch occurs when the motivation falls below a given threshold (*). From Waage (1979).

According to the motivational hypothesis of making the decision to leave the patch, an animal enters a patch with an initial motivation that decreases monotonically as long as no rewarding item is found. Each time an item is

discovered, the motivation suddenly increases (positive reward, incremental model) or decreases (negative reward, decremental model). The animal leaves the patch when the motivation falls below a certain threshold. This process was first described in Waage's model (1979), in which the value of the increment depends on the time since the last capture.

We examine here whether human subjects follow a similar process in a foraging task. In order to simplify the motivational model, we assume here that the value of the increment constant does not depend on the time since the last discovery. We will further examine whether or not this simplification holds. Under this assumption, the level of motivation $m(t)$ at time t in the current patch is simplified as:

$$m(t) = aP - bt + n(t)I \quad , \quad (1)$$

where aP is the initial tendency to stay in the patch, b the slope of the linear decrease, $n(t)$ the number of hosts met by time t and I the value of the motivation increment (greater than 0) or decrement (less than 0). Otherwise, if we accept Waage's original model, the course of motivation should be written as:

$$m(t) = aP - bt + \sum_{j=1}^n I_j \quad . \quad (2)$$

The rule emerging from these processes is quite simple: the animal leaves the patch when $m(t)$ falls under a given value m_0 which can be fixed at 0 without the loss of generality. The sign of I is important for the adaptive value of the behavior. It is now accepted that the adaptive value of the sign of I depends on the distribution of the prey or hosts among the patches. This concept arose from the work of Iwasa *et al.* (1981). They devised a process that is quite different from Waage's model but which share some of the same features. They addressed the question of how a Bayesian forager can estimate the number of items remaining in a patch when it has caught n of them after having spent a

time t in it. They first showed that for an over-dispersed distribution, the pair (n, t) is a sufficient statistic for that. Secondly, they showed that each discovery and consumption of a new item resulted in a sudden increase of this estimation, such as the negative binomial, whereas they resulted in a sudden decrease for an underdispersed distribution such as the binomial. As the Marginal Value Theorem is based on a rate of discovery and depends on the number of remaining items in the patch, many authors have concluded that the incremental case for Waage-like models was adaptive in very clumped distributions and that the decremental one was adaptive for even distributions (see van Alphen *et al.* 2003 for a review).

Behavioral ecologists have hypothesized that natural selection tailored decision-making based on a motivational process, which is adapted to the resource distribution that animals experience (Iwasa *et al.* 1981). As mentioned above, it is not possible to record the motivation itself, only proxies. Human beings are the only animals that can be asked to assess and communicate their own motivation. Verbal self evaluation by the subjects may be a better proxy than the behavioral ones available in animals. Psychologists admit that humans are able to accurately report some cognitive processes by introspection (Nisbett & Wilson 1977; Engelbert & Carruthers 2010). For example, Corallo *et al.* (2008) demonstrated the remarkable accuracy of introspective estimates of task duration. Their results show that subjects excel at estimating the duration of their internal process. With respect to motivation, different self-reported measures are routinely used to assess the motivational state of humans and the psychometric properties of these measures have been widely supported (Guay, Vallerand & Blanchard 2000). There are also many psychological and neuronal evidences of a human introspective system providing a subjective image of an emotional state (Craig 2003). In this sense, humans appear to be an appropriate model to study this motivation-based mechanism. The method, however, is far from being unbiased and its results must be discussed thoroughly.

Many authors have studied how such a decision could be mediated in the human brain in relation to the predictability of finding a resource (Berns *et al.* 2001; Yu & Dayan 2005; Daw *et al.* 2006; Cohen, McClure & Yu 2007). Quite recently, Hutchinson *et al.* (2008) and Wilke *et al.* (2009), using two different electronic games, found the fundamental result that human decision-making is insensitive to the resource distribution. In this article, we primarily address the question of the likelihood of a motivational process sharing the features proposed by Waage and other authors, in the case of human subjects faced with a foraging task. In particular, we ask if it is possible to find evidence of the increase and decrease of motivation linked to the amount of time spent without finding any items (weariness), the discovery of items (reinforcement) or the finding of an empty chest (disappointment). We will also examine if this process is sensitive to the distribution of items among patches during a time-limited foraging task.

For this purpose, we devised a foraging computer game and asked the subjects to evaluate their own motivation during the task. We recorded the foraging behavior and declared motivational states of the subjects in various environments differing in terms of the resource distributions among patches. The resource was either evenly distributed or aggregated (low *vs.* high levels of variance, respectively).

Materials and methods

We developed a software system in the style of a FPS game (“first person shooter”, a video game centering the player inside a realistic 3D-environment) that records the instant-by-instant actions of individuals foraging for patchily distributed resources during a period of 30 min. The potential locations where resource might be found are represented by chests. Each chest either contains the resource (depicted by a little green sphere, see Fig IV-3) or it is empty. 49 Chests are distributed over 40 patches (in the shape of a dome) that are randomly distributed in a meadow. To disorientate the players inside the domes, each dome has 8 doors at its periphery and the chests are randomly

distributed inside the dome area. The meadow size is 3600 virtual distance units in width and 3600 in height. The player speed is approximately $16 \text{ units.min}^{-1}$.

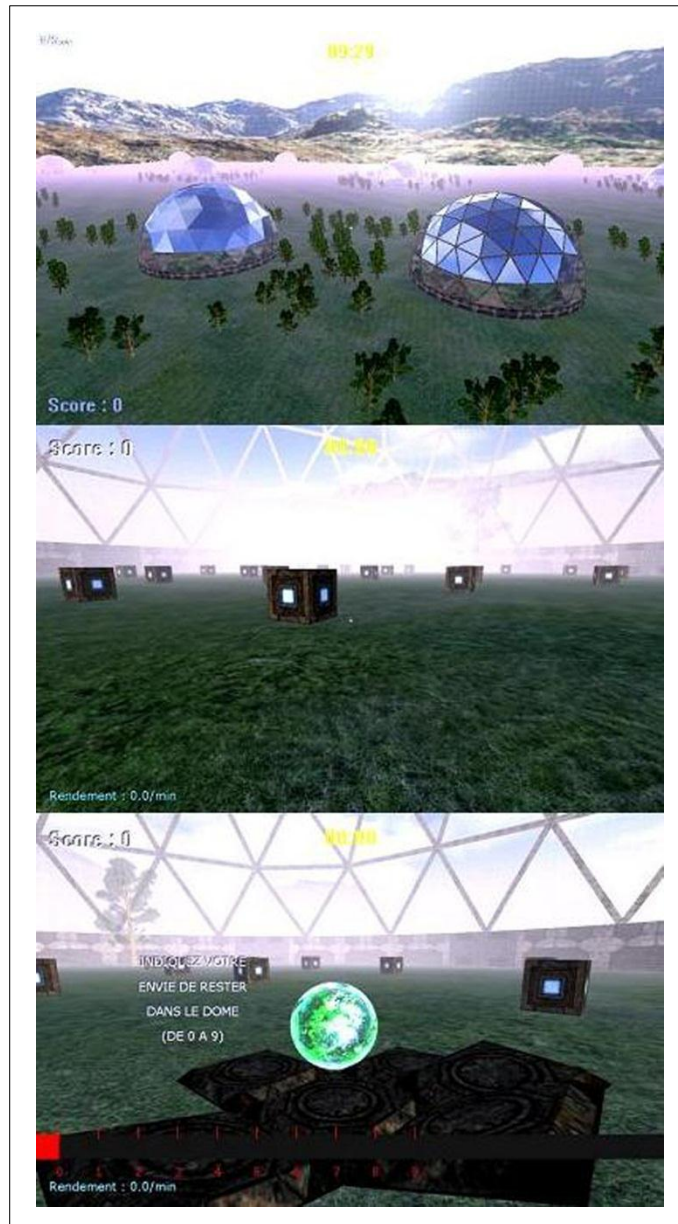


Figure IV-3. Screenshots of the virtual foraging game. Top: An overview of the virtual meadow with the spatial distribution of the patches. Middle: The chests when the player enters a patch. Bottom: The player opened a filled chest and found the resource. The French text on the bottom screenshot asks the subject to note his motivation to stay in the dome (from 0 to 9). At any given time, the player knows both the number of items found (left top corner of the screen) and the instantaneous yield (left bottom corner).

A fog reduces the visibility to prevent the subjects from visually spotting the distribution of the domes or to glean any information about the quality of the dome. Therefore, the players can only gather information by active foraging. Once inside a dome, the game is interrupted each time a chest is opened. In order to continue foraging in the patch, player must evaluate his motivational level typing in a number between 0 and 9 on the keypad, where 0 means “I want to leave the current dome and forage elsewhere” and 9 means “I want to continue to forage in the current dome”. After being opened, each chest appears as it did before but no longer contains a sphere inside. With this procedure, the total number of chests inside a dome is constant and the player cannot distinguish an already opened chest from one that has never been opened. Each dome can be exploited only once. After leaving a dome, its colour changes to red, indicating that it has already been exploited, and all of the doors are closed. During the experiment, the program records all of the player’s actions and the declared motivation level in real time. To test if humans adapt their behavior to the resource distribution, five map types are defined. In each map, the spatial distribution of the domes throughout the meadow is the same; however, the domes differ in terms of their content. The ratio of filled/empty chests is based on three probability distributions: the number of items per patch is either Poisson distributed (random distribution, 1 map, $\lambda = 30$), binomially distributed (even distribution, 2 maps, respectively. $p = 0.25$ and $p = 0.4$) or negative binomially distributed (very clumped distribution, 2 maps, respectively. $k = 0.5$; $\mu = 10$ and $k = 0.1$; $\mu = 15$). Based on the work of Iwasa *et al.* (1981), we assume that the optimal theoretical strategy differs according to the resource distribution. Ninety-two subjects living within the vicinity of the University of Rennes 1 were recruited (53 men, 39 women; aged between 18–55 and 18–57, SE 8.01 and 10.50) for the software beta-test (12 subjects) and for the experiment (80 subjects). Each subject played the game only once. All of the subjects were volunteers and did not receive any payment. The best five scores of the five maps were published at the university. Because the recruitment was passive, we considered the subjects to be motivated to win the

game. One of the five resource distributions is randomly assigned to the subject without any indication. Following Hutchinson *et al.* (2008), the goal and method are explained with a slideshow on a computer during a period of 5 min. The 30 min experiment is preceded by a 4 min practice session with the same resource distribution. This familiarizes the player with the game, keyboard manipulation and measurement of his motivation. According to learning theories, the subjects need some experience within an environment in order to stabilize their foraging strategy. For this reason, we only considered the last half of the visited domes in each player's record. We first fitted the motivational model to the player's own assessment of his motivation course using by five linear and nonlinear methods.

Direct linear fitting (*lm* function of R)

Equation (2) can be fitted by a multiple linear regression with t , the time spent in the patch and n the number of items found at time t as an independent variable. This is model 1. An alternative is to consider whether the opening of an empty chest has a decremental effect. This is model 2, and the equation becomes:

$$m(t) = aP - bt + nI - mD \quad , \quad (3)$$

where m is the number of empty chests opened at time t and D is their décremental effect. This first approach has some inconveniences. The estimate is unconstrained and may be negative or greater than 9. Testing its significance relies on the classical hypothesis on the normality, homoscedasticity and independence of the residuals which are dubious when the observed variable is both discrete and bounded.

Non-linear fitting (*nls* function of R)

If the bounding of the observed motivation is taken into account, it can be introduced as a “chop” function leading to the following model:

begin

$$\hat{m}_t = aP - bt + nI$$

$$\text{if } \hat{m}_t > 9 \text{ then } \hat{m}_t = 9 \quad . \quad (4)$$

$$\text{if } \hat{m}_t < 0 \text{ then } \hat{m}_t = 0$$

end

This is model 3. Its inconvenience is to increase the kurtosis of the residuals distribution by forcibly setting some of the residuals to zero.

Generalized linear models (glm function of R)

The last approach considers the declared motivation as a binomial variable taking discrete values from 0 to 9, linearly linked to the external variables t , n through a logit link. The advantage is to avoid the hazardous hypothesis of the normality and independence of the residuals. The inconvenience is that the constancy of the residuals is no longer valid on the measurement scale, but only on the logit scale. On the scale of the measurements, the increments are large when the declared motivation is close to 4.5 and small when it is close to either 0 or 9. However, this might be realistic. The model 4 is then:

$$\ln \frac{\hat{m}}{9 - \hat{m}} = aP - bt + nI \quad , \quad (5)$$

where \hat{m} is the estimate of the declared motivation. Model 5 is the same as model 4 but it incorporated the effect of opening empty chests.

These five sorts of models correspond to three different psychological hypotheses:

- Linear approach (models 1 and 2): The declared motivation is a faithful reflection of the motivational state of the individual, this motivational state is bounded and the subject has no difficulty to map it on the obliged interval.

- Non-linear approach (model 3): The real motivation is not bounded, the subject has to chop it and a declared motivation of 9 means “9 or more” just as 0 means “0 or even less”. However, the real motivation is a linear function of t and n , and the interval $[0,9]$ is a window to it.
- Generalized linear model approach (models 4 and 5): The real motivation is not bounded, the subject has to map it on the interval $[0,9]$ and the mapping is of logit type. This means that it requires more increments to pass from 8 to 9 than from 4 to 5.

It was therefore interesting to see globally which of these models fit best overall. To assess the significance of the fit, we used the Bonferroni procedure at the level of risk 0.05/80. A significance level such as this must be regarded carefully because of the unavoidable correlation between residuals in time series. In our case, this level only indicates if the fit of the model is better than the null model. We then focused on (i) ρ^2 , which is a statistical indication about how well the model fits the observed motivation and (ii) the AIC (Akaike’s information criterion), which measures the goodness of fit of the model. We point out the fact that one of the variables included in models 2 and 5, the number of empty chests opened, is directly linked to the time spent on the patch because it takes time to open chest and the number of empty chests opened is proportional to the time needed to open them. However, the AIC is known to detect strongly correlated variables and the addition of a strongly correlated variable could increase the AIC, thus indicating that the variable adds nothing to the model. Moreover, the linear model can solve the partial confusion between the variables (such as time and the number of empty chests opened). These five models were fitted individually to each participant. In the end, we kept model 5, as explained in the “Results” section. After examining the variety of the subjects’ reactions, we discovered that it would be very complicated to analyze the data if the subjects were considered as a random factor in an overall analysis, especially since it is important to visually examine the fit of each individual run with the model.

We then used Cox's proportional hazard model to determine the effect of the different stimuli on the tendency to leave the patch. This model allows us to estimate the hazard rate at time t , which can be interpreted as a tendency to leave the patch. We estimated the effect of the different intra-patch cues (opening a filled chest, opening an empty chest), extra-patch cues (total number of empty/filled chests before entering the patch, travel time between two successive patches) and fixed covariates (sex, age, laterality, knowledge of the optimal foraging theory) on the tendency to leave the current patch. We integrated a random effect modeled by the Gamma frailty model describing the excess risk above any measured covariates due to multi-censored data for each individual (Therneau, Grambsch & Pankratz 2003). The idea is that individuals have different frailties and those individuals who are more frail will leave the patch earlier than the others. The hazard rate $h_j(t)$ of the j th individual at time t in the patch is given by:

$$h_j(t, z_1, \dots, z_i, \dots, z_n) = \omega_k h_0(t) \exp \left\{ \sum_{i=1}^n \beta_i z_i \right\} \quad , \quad (6)$$

where $h_0(t)$ is the baseline hazard function to leave the patch depending only on the time spent on it (all of the covariates are set to zero) and z_i are the covariates which influence the tendency to leave the patch with β_i contributions. ω_k is the frailty parameter for each subject. The patch-leaving tendency is reduced if a hazard ratio ($\exp\{\sum \beta_i z_i\}$) is lower than 1, whereas a hazard ratio greater than 1 increases this tendency. Finally we investigated the plausible relationship between the results from model 5 and Cox's model: we took into account the simplified Waage's model which explained more than 50% of the variance ($R^2 \geq 0.5$). According to Pierre (2011), Waage's parameters cannot be identified separately on the basis of the mere observation of the patch residence time. Only aP/b and I/b can be identified separately. We used another Cox proportional hazard model that integrates only the effect of opening a filled chest on the leaving tendency for each individual. We then correlated the value of the covariate β corresponding to the effect of encountering an item on the

patch-leaving tendency and the measure of an associative factor from Waage's model fitting.

All of the computations were done with the R 2.10.0. software (R development core team, 2009).

Results

During the 30 min experimental session, a player visited an average of 9.6 domes (SE 0.36), opened 252 chests (SE 7.63) and found 65 spheres (SE 3.08). The mean residence time in a dome was 758s (SE 2.33). The mean gain rate at the end of the game was 3.46 spheres.min⁻¹ (SE 0.10, range 0 – 18.2 spheres.min⁻¹).

Of the 80 motivational trajectories (one per subject), 78 showed a significant fit to model 5, the Generalized Linear Model with covariates t , n and $nloose$ (see “Materials and Methods” section for a description of all of the models) at the Bonferroni level $\alpha' = 0.000625$ ($0.05/80$, χ^2). However, this significant level only indicates that our model fits the data better than the null model. According to the AIC criterion, this model gives the best results in 34 out of 80 cases (Table IV-1). The simple unconstrained linear models are the best ones in only a few cases. The non-linear chopped model and the generalized linear model 4 appear to be equivalent. In more than 42% of the cases, the inclusion the number of empty chests opened decreases the AIC of the model. This demonstrates the decremental effect of opening empty chests even if the AIC gain is low in all of the cases.

Model number	Best model	%	Model class	Best class	%
1	3	3.75	Linear	7	8.75
2	4	5			
3	19	23.75	Non linear	19	23.75
4	20	25	Generalized linear	54	67.5
5	34	42.5			

Table IV-1. Number and percent of cases where each model and model class appears to be the best using the AIC criterion.

Bellow, we will refer to model 5 as the best fitting model. Referring to the hypothesis that we formulated in the “Material and Methods” section, this indicates that subjects are well able to map the evaluation of their motivation into the 9-point scale that we specified. Taking in consideration the effect of opening an empty chest appears also to be important. However, the overall fit of model 5 does not represent the quality of fit, which is very different from one individual to another. After an examination of the visual fit of each model line to each motivation course and other criteria such as the presence of visible bias on the residuals vs. fitted values diagrams, we then decided to classify the results into three categories: (i) G - good. The line of the fitted values plotted against time correctly follows the line of the motivation declared by the subjects. No systematic bias is observable on the graph of the residuals against fitted values. (ii) M - medium or acceptable. The line of the fitted values correctly follows at least some parts of the graph, generally in some patches. (iii) B - bad or poor. The line of the fitted values is not very coherent with the course of the motivation, strong biases are observed in the graph of the residuals. We then compared this visual appreciation to the determination coefficient of the model as a measure of the goodness of fit. Figure IV-4 shows the relationship between this visual and partly subjective classification and R^2 . Clearly, there is a strong relationship between the classification and goodness of fit. We found this procedure better than a cut on the basis of the R^2 because as shown in this figure, a high R^2 value can mask strong biases. On this basis, 49 fits were considered as good (61.25%), 19 as medium (23.75%), and 12 as bad (15%). If the good and medium cases are added up, there are 68 acceptable fits and 12 bad (unacceptable) fits. We concluded that 85% of the subjects show a course of their declared motivation which is coherent with a process in which the discovery of an item in a chest has an increasing effect and the opening of an empty chest a decreasing effect.

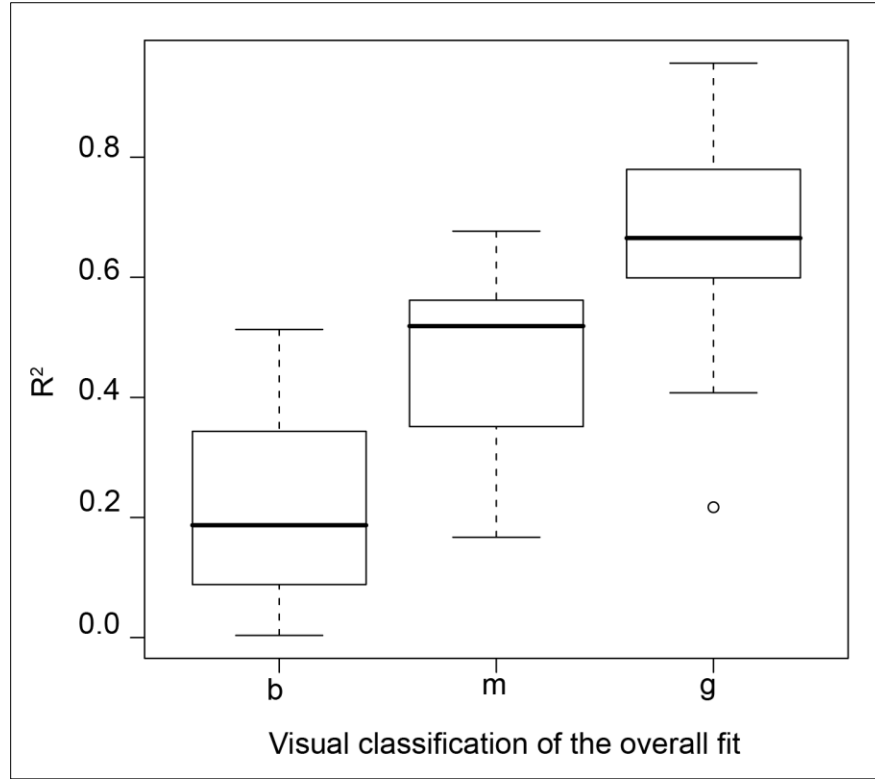


Figure IV-4. Relationship between the visual classification of the overall fit and goodness of fit of individual motivation, given by R^2 in the adjusted model 5. b: bad visual adjustment (strong discrepancy between the course of motivation and the fitted values); m: medium visual adjustment (partial consistency); g: good visual adjustment (total consistency, no systematic bias).

We also verified Waage's hypothesis linking the size of the increments in reported motivation to the delay since the last discovery of an item. We actually found a weak effect from this delay (Figure IV-5). The shape is coherent with Waage's idea of an increase from zero to a maximum value, and for this reason it fitted the model:

$$I(t) = I_M (1 - \exp -\alpha D) \quad (7)$$

by non-linear least squares (*nls* function of R base), where D is the delay since the last discovery, α a parameter and I_M the maximum possible value of the increment. Although significant, the model only explains 6% of the variance ($R^2=0.06$) and Figure IV-5 shows how the variables are the observed values and the poor contribution of the model. We conclude that there is something true in

Waage's intuition in the case of man, but that this effect is blurred by a large noise.

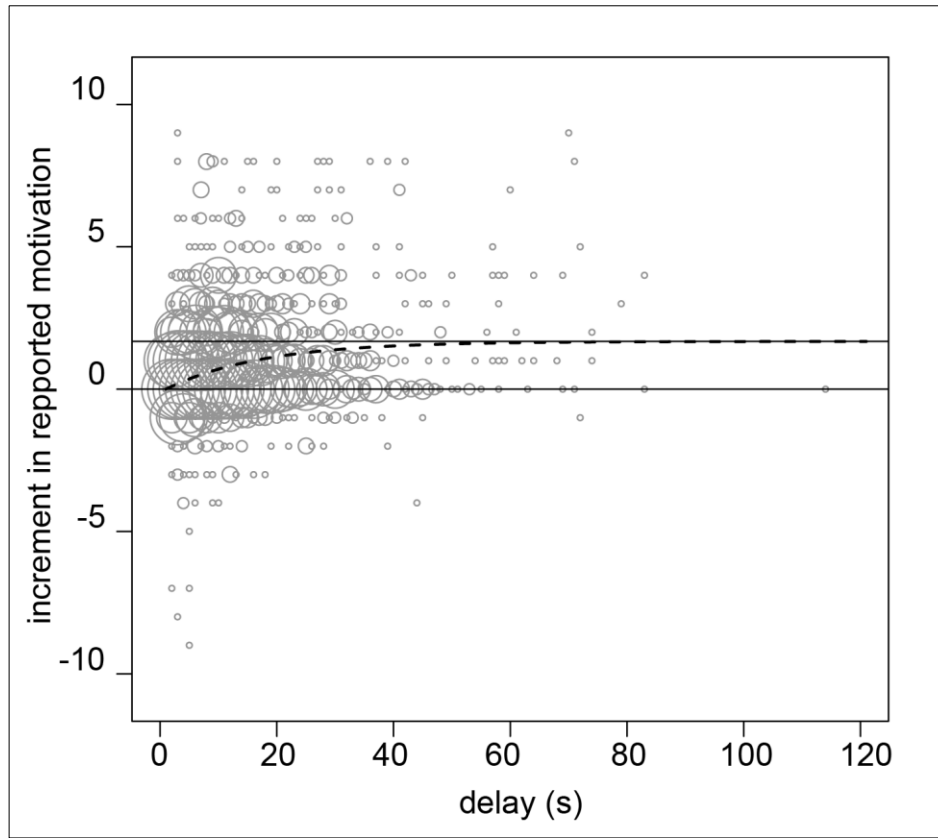


Figure IV-5. Relationship between the size of the increments and the delay since the last discovery of an item. Each petal of the sunflower plot represents one overlapped point. The relationship (dotted line, $\text{increment} = 13.67627(1 - \exp(-0.06025 \cdot \text{delay}))$) is in accordance with Waage's model but the effect is weak and blurred by a large noise.

Figure IV-6 shows the fit of each of the three classes of the model 5 in one individual (good, medium and poor fit, respectively). A feature that is worth noting is that the fit classified as “bad” is completely different from the others. It is clear that these subjects do not exhibit, at all, a course of their evaluated motivation that is compatible with Waage's model. We were not able to determine if it resulted from an inability to assess their own motivation or if it is due to a completely different strategy. We discarded these individuals from further comparisons between Waage's process and the analysis of incremental/decremental effect by Cox, given that they did not follow Waage's

process. For all of the players, the estimated values of the motivational model 5 (initial motivation, decrease of motivation, motivational increment and decrement due to the opening of an empty chest) did not differ significantly in different environments (respectively. $F = 0.13$, $df = 4$; 71, NS , $F = 1.01$, $df = 4$; 71, NS , $F = 0.66$, $df = 4$; 71, NS and $F = 1.93$, $df = 4$, 71, NS).

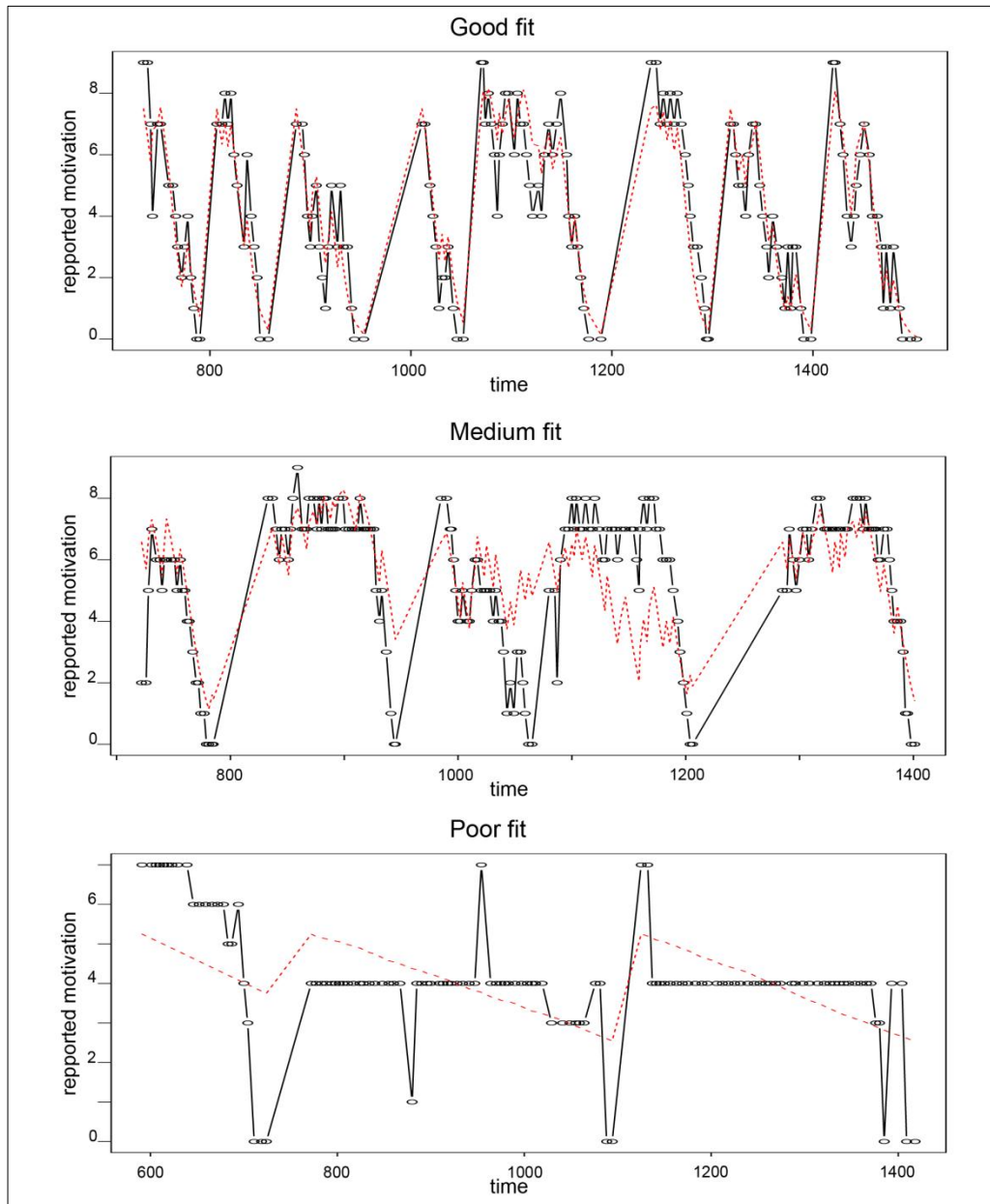


Figure IV-6. Motivational course during the foraging time of a player classified as “poor”, “medium” and “good”, using the motivation adjustment described in the text. Black: declared motivation; Red dashed line: fit of the model.

The players entered a patch with a high motivational level (initial motivation = 7.49, after inverse logistic transform, SE 1.73) that decreased over time ($b = 0.062s^{-1}$, SE 0.00505 on the logit scale) and left the patch when the motivational level approached 0. Opening a filled chest increased the motivational level by 0.47 (SE 0.53) units on average (on the logit scale), in every resource distribution scenario. The model was therefore incremental, respective to the discovery of a filled chest in every environment. We should note that on the motivational scale, neither the increments I , nor the slope of decrease b are constant. They are curved functions depending on t and n .

The analysis of the residence time by Cox's proportional hazard model (Cox 1972; Collett 1994; Tenhumberg *et al.* 2001) (see the “Materials and Methods” section) supported our previous results: opening a filled chest decreased this tendency regardless of the resource distribution (Table IV-2 ; the effect of the resource distribution – not shown – was not significant).

	β	$\exp(\beta)$	SE(β)	$\chi^2(df)$	P-value
Effect of the within-patch experience					
Number of full chests opened so far	-0.1631	0.85	0.0205	63.17	$1.9e^{-15}$
Number of empty chests opened so far	0.0519	1.053	0.0172	9.13	$2.5e^{-03}$
Time since the last capture	-0.0097	0.99	0.0026	13.90	$1.9e^{-04}$
Effect of the previous experience					
Total number of filled chests opened before entering the patch	0.0188	1.019	0.0054	12.18	$4.8e^{-04}$
Total number of empty chest opened before entering the patch	-0.01	0.99	0.0023	17.85	$2.4e^{-05}$
Effect of fixed covariates					
Age of the subject	-0.068	0.934	0.0181	14.14	$1.7e^{-04}$
Laterality (left-handed)	-1.29	0.275	0.4136	9.73	$1.8e^{-03}$

Note: the overall significance of the fitting model: $\chi^2=534$, $df=67.4$, $P\text{-value}<0.001$

Table IV-2. Estimated regression coefficients (β), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$) for covariates that have a significant effect ($P\text{-value} < 0.05$) on the patch-leaving tendency of humans in a multi-patch environment. χ^2 corresponds to the likelihood ratio test.

Opening an empty chest increased the player's tendency to leave the patch but this effect is lower than the incremental effect of finding a resource. In order to compare this with an alternative model to explain the patch leaving decision, we added another covariable independent of the number of discoveries but dependent of time since the last discovery (giving-up time). As shown by Hutchinson *et al.* (2008), the more time that has passed since the last discovery, the lower the tendency to leave the patch. The effect of the number of discoveries influenced the leaving-tendency 16 times more than the giving-up time. The extra-patch experience also changed the tendency to leave: if more filled chests were opened in the previous patches, the tendency to leave the visited patch was higher. Conversely, if the more empty chests were opened in the previous patches, the tendency to leave the visited patch was lower. In addition, when the travel time between two successive patches was longer, the tendency to leave the visited patch decreased. To find possible effects of the different categories of individuals, different factors and covariates were included in Cox's proportional hazard model such as age, sex, laterality, type of environment, knowledge of Optimal Foraging Theory, and familiarity with video games. Only two fixed covariates influenced the tendency to leave: age and laterality (Table IV-2). Being older or left-handed decreased the tendency to leave a patch when compared respectively to being young or right-handed.

Figure IV-7 shows the correlation between the values of the covariate β , corresponding to the effect of encountering an item on the patch-leaving tendency, and the values of the term I/b calculated by fitting the motivational model (number 5, see the "Materials and Methods" section). We found a significant relationship between the fitted values of I/b in Waage's model and the value of Cox's model covariate ($R^2=0.27$; regression equation $\text{beta}=2.15-0.066I/b$; F . test = 17.57; $df=1;64$, P-value < 0.001). The subjects that reported a larger increase in motivation to stay when a sphere was found (relative to the tendency of motivation to decrease over time) were those subjects who were not inclined to leave a patch when they found a sphere.

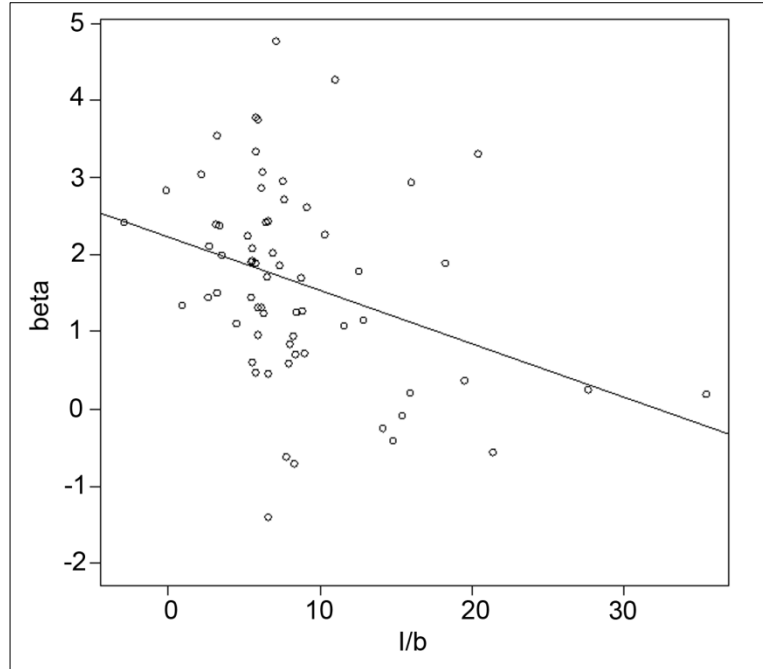


Figure IV-7. Relationship between Cox's model β and the term I/b from Waage's model. The Y-axis refers to the values of the effect of opening a filled chest plotted against on the hazard rate for Cox's proportional hazard model. The X-axis is obtained from the motivational model.

Discussion

Our results provide evidence for a simple decision-making process, similar to what is generally assumed in parasitoids (Waage 1979) and bumblebees (Lefebvre *et al.* 2007). Humans decide whether to stay in a patch or move to another one according to the sensitivity to finding a resource. The state of the motivation level depends on the number of rewards received but not on the among-patch resource distribution: humans use a motivational mechanism of incremental arousals as a response to finding rewarding items, irrespective of the resource distribution. In the analysis of the course of motivation, we noticed that the consideration of the number of empty chests found improved the prediction, especially when the motivation drops just before leaving the patch. This effect, however, is weaker than the incremental effect of opening a filled chest.

Another variable can be used to explain the residence time. As Hutchinson *et al.* (2008) found, the time since the last capture influences the decision to leave the patch. However, in their experiment, the time since the last capture was sufficient to explain the residence time. In the present work, we need to incorporate the effect of finding of an item. One possible explanation could be that humans strongly respond to the type of foraging task. The game used by Hutchinson *et al.* simulates angling, an activity in which the subject experiences a sort of ambush predation: he stays in the same place and waits until a fish takes the bait. In our game, the subject moves between the domes and between the chests inside the domes. In the first case, the time since the last discovery could be perceived as being longer by a subject who is passively foraging than in the second case, where the time between two successive discoveries is the time it takes to open the chests. It is then plausible that the evaluation of the remaining number of prey in the patch could be linked more so to a time cue in the first case than in the second one. Regardless, it is remarkable that in both experiments the human subjects seem unable to switch from the incremental rule when they face an even distribution. This is a strong convergence between two studies designed with a different interface and for a different purpose.

The experiment is based on the ability of people to communicate their motivation to stay in a patch. To accurately record the motivation course, the level of motivation felt is asked every time a chest is opened. This method could partly influence the declared motivation. Indeed, there is a strong tendency for humans to make up plausible stories to justify decisions that are actually normally determined by processes of which humans are not consciously aware (Nisbett & Wilson 1977). Having to declare the motivation every time a chest is opened could also influence the leaving-behavior. A high declared motivation could prompt the subject to stay in the dome even if he wanted to leave. Nevertheless, the subjects were aware that the motivation level they declared had no influence at all on the score. The accuracy of the declared motivation could also be questionable. The subjective perception of a physical intensity law suggests that an exponential variation of a physical intensity of a

stimulus (for example, noise) is often perceived as a linear variation. This could be applied to the proprioceptive appreciation of motivation. It is plausible that the linear mental scale for exponential variation could be responsible for the linearization of the motivational feeling. The neural basis of this phenomenon is now known and has been demonstrated in primates (Dehaene 2003; Nieder & Miller 2003). It also could be accentuated by the experimental discretization and truncation of the motivation scale. The arbitrary scale of motivation from 0 to 9 could influence the perception of motivation and suggests a linear scale to the subject. Moreover, in many cases, when many rewards were found, the subjects gave a long series of "9" marks, when actually his real motivation level was unknown. However, the relationship between what the players declared and the statistical analysis of the patch-leaving tendency demonstrates the consistency between behavior and the declared feeling. In this sense, reported motivation is consistent with the leaving behavior observed.

Some neuroscientific studies have suggested that the motivational mechanism discovered in our study could have a neural basis in the human brain. For example, Aston-Jones and Cohen (2005) demonstrated that the locus coeruleus-norepinephrine (LC-NE) system is implicated in the control of the decision to persist in a given action or switch to another. They described two neural activity patterns (phasic and tonic modes), which are similar to the proximate mechanism we found here: in the phasic mode (associated with a high level of task performance), neurons exhibit a phasic activation responding to the task-relevant stimuli. In contrast, cells fail to respond to the task-relevant stimuli during the tonic mode (associated with a poor level of task performance) (Aston-Jones *et al.* 1994; Aston-Jones, Rajkowski & Kubiak 1997; Usher *et al.* 1999). Thus, the neural activity of the LC-NE system could provide a biological basis for the motivational mechanism highlighted here: during a high performance task (visiting a "good" patch), the motivation suddenly increases in response to the rewards (phasic mode of the LC-NE system). When the task performance is low (visiting a "poor" patch), the motivation decreases and the subject becomes less sensitive to the task-relevant stimuli (tonic mode).

Our study confirms that humans seem unable to adjust their response to the spatial distribution of resources because they use an incremental mechanism irrespective of the resource distribution (Hutchinson *et al.* 2008; Wilke *et al.* 2009). Both our study and other studies suggest that humans are adapted to finding resources with a clumped distribution over patches. Wilke and Barrett (2009) expected the cognitive skills of humans to be adapted to the types of fitness-relevant problems that people faced in ancestral environments. Hunter-gatherer societies prevailed during two million years of human history. We thus hypothesize that natural selection tailored a proximate mechanism for patch leaving, which is strongly adaptive in an environment where food is distributed in an aggregated way, as is the case in hunter-gathering populations. By moving to the savanna, hominids faced dispersed but sometimes profitable food sources (Kurland & Beckerman 1985) that corresponded to an aggregative distribution of resources. In the patchy savanna environment, selection would have favored a foraging strategy that is efficient for an aggregative resource distribution. Thus, the motivational mechanism observed here and the neural mechanism detailed above are most likely adaptations that were selected for during ancestral times and are, still adaptive now for foraging on the internet or in a supermarket.

Acknowledgments

We warmly thank S. Ryckeboer for the complete development of the virtual application, and both JMC Hutchinson and A. Houston for their helpful comments on previous versions of the manuscript. We also thank S. Mullin and V. Martel for reviewing English. We certify that all of the experiments were carried out in accordance with the legal and ethical standards in France.

Ethics Statement: We obtained an ethics approval for each subject by a written consent form as recommended by the French National Committee for Scientific Research (CNRS). The approval by the ethics committee was not requested by the CNRS in this case since personal nominative data were not collected.

**CHAPITRE V. Exploiter une ressource
continue : Les plantes clonales**

PRÉFACE AU CHAPITRE V

Objectifs

L'information biologique est primordiale dans l'élaboration d'un comportement d'approvisionnement face à l'imprévisibilité dans la rencontre avec la ressource (Dall, Schmidt & van Gils 2010). S'inspirant de l'approche classique utilisée en écologie comportementale, nous avons jusqu'alors étudié l'information utilisée et son intégration dans le processus décisionnel face à une ressource distribuée de manière agrégée. La distribution d'une ressource en agrégats n'est cependant pas la règle et de nombreuses situations font état d'une distribution non agrégée (Lessells & Stephens 1983). Par exemple, certains ongulés évoluent dans des espaces où leur nourriture est répartie de manière continue, avec des variations dans la densité de la ressource (Focardi *et al.* 1996). Nous tenterons ici d'élargir les concepts développés dans les chapitres III et IV sur l'information biologique et son traitement dans le cas où la ressource est distribuée de manière continue dans l'environnement, une situation peu abordée en écologie comportementale.

Dans la situation considérée, la ressource est présente en tous points de l'espace en quantité variable. Le déplacement de l'individu et l'exploitation de la ressource sont alors deux comportements pouvant être confondus (Arditi & Dacorogna 1988). Ardit et Dacorogna (1985, 1987) ont conceptualisé le problème en identifiant la vitesse de déplacement d'un animal exploitant la ressource en continue de manière à maximiser son rendement. La vitesse de déplacement est alors une fonction de la densité en ressource à une position donnée et dépend d'un seuil analogue au Théorème de la Valeur Marginale (Charnov 1976). L'information perçue, son utilisation, ainsi que la résultante comportementale diffèrent nettement du cas généralement admis où la ressource est distribuée en agrégats.

Les objectifs des études présentées dans ce chapitre sont donc :

- ✓ De définir l'information pertinente (i) décrivant la distribution de la ressource et (ii) pouvant être utilisée par un organisme. (**ARTICLE 4 et 5**).
- ✓ D'identifier le comportement optimal d'un organisme en se basant sur cette information (**ARTICLE 4**).
- ✓ De confronter les prédictions du modèle optimal aux observations comportementales (**ARTICLE 5**).

Le modèle biologique utilisé et l'approche suivie

Afin d'étudier les modalités de traitement de l'information lors de l'exploitation d'une ressource continue, nous avons utilisé le modèle plante clonale. Dans le contexte de l'approvisionnement optimal, les plantes clonales diffèrent fondamentalement des autres organismes, notamment de ceux utilisés dans les chapitres précédents. Elles sont composées d'une succession de ramets (unité clonale possédant son propre système racinaire et aérien) pouvant être connectés entre eux durant un temps variable par des inter-nœuds (on parle alors d'intégration clonale; voir Stuefer, Gomez & Mölken 2004). La dynamique de croissance des plantes clonales est à l'origine de la formation, du maintien et de l'évolution d'un réseau de ramets d'âges différents (Gómez *et al.* 2008). Ce réseau permet à la plante d'explorer son environnement et de prélever la ressource de manière efficace. Parmi les propriétés originales des plantes clonales, nous retiendrons ici qu'elles sont capables d'explorer leur environnement en occupant de manière simultanée différents endroits de l'espace (McNickle *et al.* 2009). Pour Oborny et Cain (1997), elles occupent donc une position intéressante entre les animaux mobiles et les végétaux immobiles puisqu'elles explorent leur environnement par la croissance de nouveaux modules, et non par le déplacement propre du module unique d'approvisionnement. Nous émettons l'hypothèse que les plantes clonales

perçoivent l'information sur la distribution de la ressource lors de l'enracinement de chacun des ramets et modifient leur comportement d'approvisionnement.

Les études présentées dans ce chapitre s'inspirent de trois approches différentes mais complémentaires : la modélisation mathématique, la simulation et l'expérience *in situ* (Figure V-1).

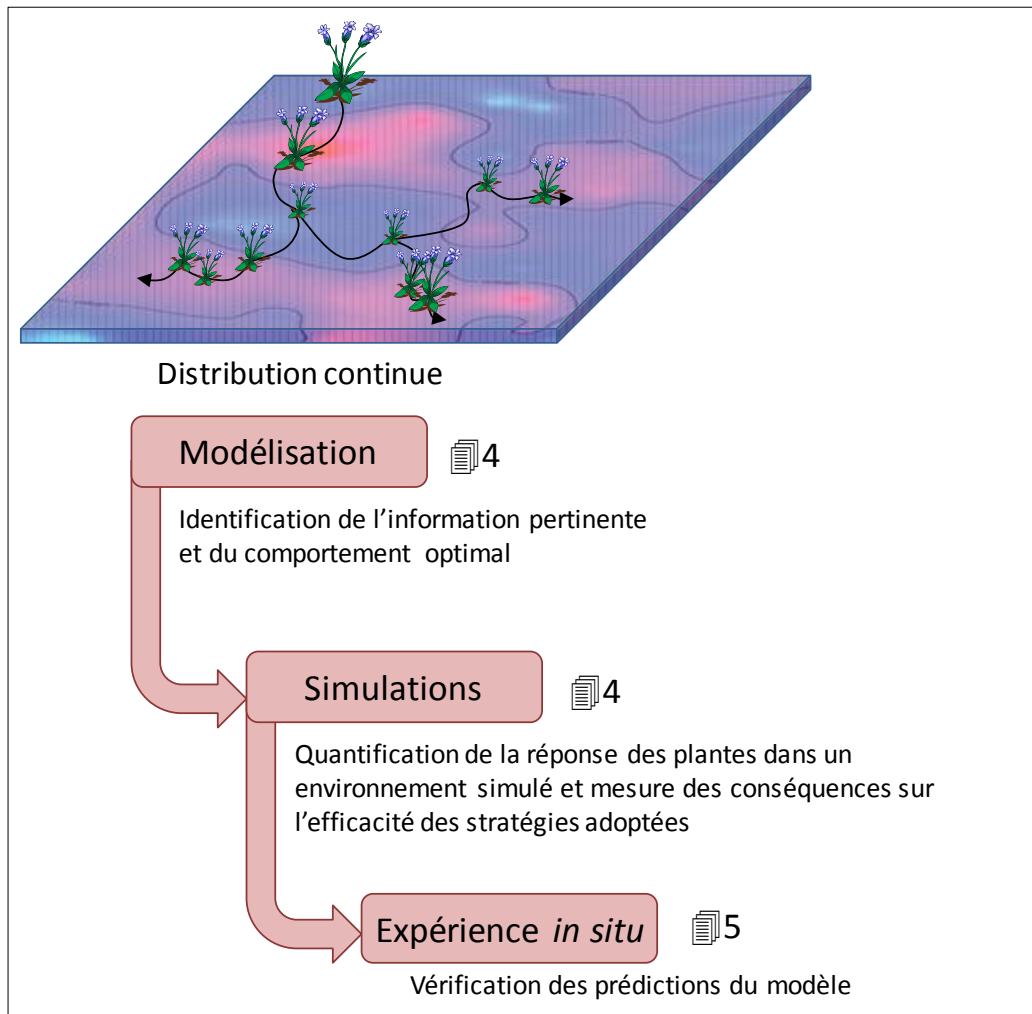


Figure V-1. Les différentes approches utilisées pour identifier l'information pertinente et son utilisation dans la situation où la ressource est distribuée de manière continue : la modélisation, la simulation et l'expérience *in situ*. 📄 : Les articles concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.

La conceptualisation mathématique du problème de l'approvisionnement sur une ressource continue permet d'identifier la stratégie de croissance optimale

d'une plante clonale. La simulation informatique nous a permis de tester les prédictions du modèle de manière artificielle en quantifiant le gain engendré par différentes stratégies de croissance clonale et la réponse d'une plante à l'information perçue. Afin de tester les prédictions du modèle optimal qui identifie l'information pertinente dans la situation considérée, nous avons quantifié la réponse de deux espèces de plantes clonales confrontées à l'exploitation d'une ressource distribuée de différentes manières dans un environnement linéaire. Les deux espèces choisies pour la phase expérimentale sont *Potentilla anserina* et *Potentilla reptans* (Figure V-2).



Figure V-2. Les deux espèces de plantes clonales utilisées pour la phase expérimentale. Gauche : *Potentilla anserina*. Droite : *Potentilla reptans*.

Ces deux espèces appartiennent toutes deux au genre *Potentilla* et possèdent des stratégies de croissance clonale assez proches pour éviter les différences phylogénétiques dans la réponse comportementale (Eriksson 1986a; Stuefer, During, & Dekroon 1994; Stuefer & Huber 1998).

Principaux résultats

Les résultats présentés dans le chapitre V complètent les connaissances sur l'utilisation de l'information biologique lorsque la ressource est distribuée de manière continue dans l'environnement (Figure V-3). Nous avons identifié l'information biologique pertinente dans cette situation et le comportement optimal des plantes clonales (**ARTICLE 4**). L'information sur la distribution

continue de la ressource est donnée par le variogramme caractéristique de l'environnement. Par souci de simplification, le variogramme est ici considéré comme isotrope, valable dans toutes les directions de l'espace. Le modèle suppose que la plante clonale possède une connaissance de la moyenne et de la variance locale ainsi que de la continuité spatiale du processus régionalisé, ici donnée par le variogramme. L'information génétique issue de l'adaptation des individus à leur environnement peut ici être considérée comme une telle connaissance. La règle décisionnelle identifiant la longueur optimale d'un internoeud est basée sur une valeur marginale, tout comme l'est le Théorème de la Valeur Marginale de Charnov (1976).

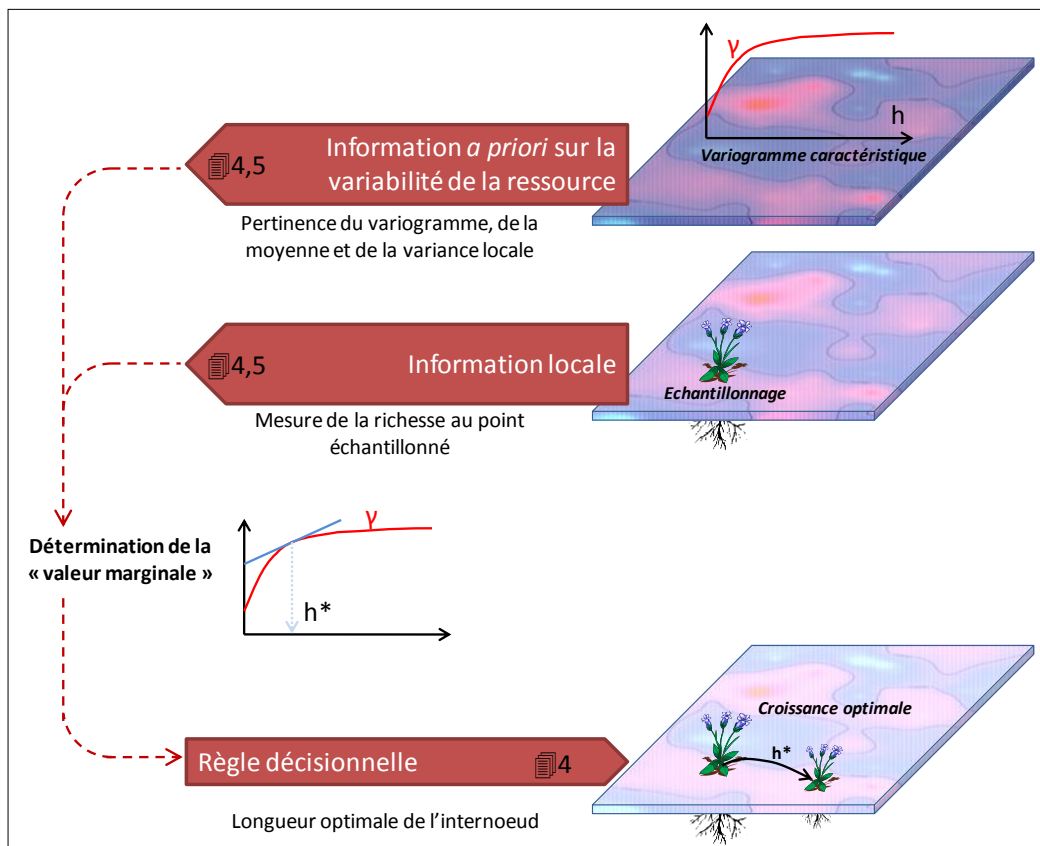


Figure V-3. Le processus décisionnel transposé aux plantes clonales. La règle décisionnelle est basée sur deux informations : une estimation a priori de la continuité spatiale de la ressource (le variogramme) et la richesse locale perçue par le ramet. 📄 : Les articles concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.

Nous avons nommé cette règle optimale le « modèle du prospecteur aveugle », insistant sur le fait que la plante ne possède pas une connaissance exacte sur la richesse en tous points de l'espace mais une idée de la variabilité de l'environnement. Cette règle permet de maximiser la valeur adaptative d'un individu qui possède une information exacte. Nous avons montré la pertinence de l'utilisation du variogramme, de sa forme et de l'information perçue localement. En tenant compte de la variabilité de la distribution, plus la ressource est abondante au point échantillonné par le ramet, plus la distance internoeud sera réduite, permettant ainsi la concentration des ramets dans les zones riches. Ce résultat issu du modèle optimal est en accord avec de très nombreux travaux expérimentaux (Slade & Hutchings 1987a; b; Dong 1993; Dong & Kroon 1994).

Nous avons démontré que les deux espèces de plantes clonales utilisées perçoivent et répondent à l'information locale (qualité du sol échantillonné par un ramet) par l'ajustement de leur distance internoeud (**ARTICLE 5**). La structuration en réseau leur permet aussi de répondre à la variabilité de la ressource. Bien que les deux espèces de *Potentille* répondent de manière différente à l'expérience acquise, nous avons montré que la qualité du sol est perçue de manière relative, la réponse comportementale d'un ramet étant conditionnée par l'expérience de la plante entière. Par ailleurs, l'information génétique semble tenir une place prépondérante dans les capacités de réponse à l'information collectée.

ARTICLE 4

Optimal foraging in clonal plants : The blind prospector model

Jean-Sébastien Pierre, Philippe Louâpre

Authors' affiliation University of Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio,
263 avenue du Général Leclerc, CS 74205, 35042
Rennes Cedex, France.

Article information *Submitted to The American Naturalist*

Key words Foraging theory, clonal plant, spatial correlation,
optimization.

Abstract

Various authors now dealt with the concept of foraging in clonal plants, inspiring from the behavior of animals. Many of them shorten their spacers in rich substrates, and lengthen them when the substrate is poor. However, no quantitative model was proposed to identify the optimal growth a spacer should have. In a simple mathematical model, we show that, as a blind prospector who must walk some distance before digging again, a plant must have some knowledge of the spatial variation of the resource distribution to forage efficiently. More precisely, the plant must have a prior estimation of the local mean and variance of the resource, as well as a prior estimation of the spatial correlation expressed here in term of variogram. The optimal length is obtained for a given value of the variogram curve derivative. We find, a novel marginal value rule, settled by space rather than time, contrarily to the famous Marginal Value Theorem of the animal Optimal Foraging Theory (OFT). Some Simulations show the optimality of this strategy. Its usage concentrates efficiently the offspring ramets on the richest parts of the field. Poorer ones, quickly crossed by long spacers, contain a low density of ramets.

Introduction

Plant behaviour is a controversial concept on which much ink has been spilled for the last decade. It is well-established, however that plants, like animals, respond actively to their environment and process the information they acquired (Kroon *et al.* 2009; Trewavas 2009). Plants, by the growth of their roots, stems, spacers or runners, explore their environment and forage for water, nutrients and light. In a patchily environment, clonal plants exhibit a foraging behaviour by a well defined ramet localization (Sutherland & Stillman 1988; Hutchings & Kroon 1994; Evans & Cain 1995). Plants are thus expected to behave to maximise their fitness (McNickle *et al.* 2009). Most authors, explicitly studied the optimality of the growth behaviour they described (6). Only a few number of scientific publications attempt to consider the cost and benefits of a given strategy. Some of them draw their inspirations from the Optimal Foraging Theory (OFT) firstly devised in the framework of animal behaviour (MacArthur & Pianka 1966; Kelly 1990; Oborny 1991; Kroons & Hutchings 1995; McNickle *et al.* 2009). They referred to the so called Marginal Value Theorem (MVT) of Eric Charnov (Charnov 1976) in studies of roots biomass allocation and resource acquiring by clonal plants in heterogeneous environments (Kelly 1990; McNickle & Cahill 2009; McNickle *et al.* 2009). This seminal model identifies the optimal residence time in a patch of resource to the average gain a forager can obtain in the whole environment. This rule was widely considered for animals to time budgets in a patchy environment: The application of MVT to clonal plants, however, is very dubious for various reasons. Animal foragers deplete strongly the patch in which they feed. Plants deplete very slowly the nutrients in the place where they stand, and often the soil nutrients are a renewable resource. The case of water is more or less the same, and light is not depletable. Plant cannot leave the place where they stand but only disperse their seeds or grow spacers. Animals, on the other hand, must move and leave their original patch. The growth of a spacer does not destroy the mother ramet but only involves some energetic cost. As a consequence, an optimal foraging model must deal with growth rules – not time rules – like

spacer length, branching frequency or branching angle. Another difference arises from the resource disposition. The resources for animals (mate, preys, hosts) are often well clumped in patches separated by a matrix or no man's land. Nutrients and water in the soil show a much more continuous distribution organised in local gradients, high and low areas (Jackson & Caldwell 1993; Gross, Pregitzer & Burton 1995). The light intensity, under canopy, may be more patchy at a moment, but the changing orientation of the sun during the day, as well as the occurrence of cloudy weather, make its availability smoothly changing with space in average. As a consequence, the predictability of such an environment is largely determined by the spatial correlation of resources in the field, and should be characterized by the local mean, variability and autocorrelation of specialized variables. For all these reasons, a specific optimal foraging model is needed to understand how a clonal plant should behave to maximise its fitness, or some proxy of the fitness, in the realistic conditions they experience. We present here a spatial analogue of the Marginal Value Theorem based on these considerations. Focusing on clonal plants which grow runners from a mother individual, giving birth to ramets from place to place, we shall refer to this model as the “blind prospector model”.

The model

The basic idea is that a blind prospector can only do two things: dig – and get information on the substrate while digging – or walk at some distance – having no information at all during his displacement. As in the Marginal Value Theorem of Charnov (1976) assuming the omniscience of the animal forager, the blind prospector is supposed to have a complete knowledge of the statistical characteristics of his environment: the local mean and local variance of the resource, and the variogram or correlogram of the resource in the field. The plant is considered as knowing the local density of probability $f(x, q)$ of the resource amount q in some point x of the universe (Ω) . The Q process, realized in q , is supposed stationary so that $f(x, q) = f(q) \forall x \in R$. In particular, the

local mean μ and the local variance σ^2 are constant. The prospector knows also the spatial autocorrelation and the stationarity extends to the second order moments insuring that:

$$\rho(q(x), q(x+h)) = \rho(h), \quad (1)$$

where $\rho(Q, Q')$ is the correlogram, *i.e.* the correlation coefficient between the resource amounts of two points of the universe which only depends on h (under the stationary and isotropic hypothesis) and

$$\text{Var}(Q(x)) = \text{Var}(Q(x+h)) = \sigma^2, \forall x, \forall h. \quad (2)$$

The spatial autocorrelation defined in equation (1) is often given, in the theory of regionalised variables, as the variogram $V(h)$ which has the advantage of defining the local variance by $V(0)$, the so called nugget effect. The variogram is related to the correlogram by the expression:

$$V(h) = \Gamma(0) - \Gamma(h) = \sigma^2(1 - \rho(h)), \quad (3)$$

or equivalently :

$$\rho(h) = 1 - \frac{V(h)}{\sigma^2}. \quad (4)$$

Through the variogram, the prospector can infer the richness at a distance h from his knowledge of the richness at point x . We then try to optimise the total gain of two extractions of resource relatively to a displacement h . The prospector infers the richness at point $x + h$ by linear regression:

$$E\left\{\frac{Q(x+h) - \mu}{\sigma} \middle| Q(x) = q(x)\right\} = \rho(h) \frac{q(x) - \mu}{\sigma}, \quad (5)$$

where $E\{.\}$ stands for the expectation of the random variable Q . This gives:

$$E\{Q(x+h)|Q(x)=q(x)\}=\rho(h)(q(x)-\mu)+\mu. \quad (6)$$

We measure the fitness by the biomass or yield that can be extracted from a local resource $q(x)$, as a proxy. Let us assume for that a linear relation:

$$R(q(x))=\alpha q(x), \quad (7)$$

where α is the production efficiency of the plant (this function could be more complicated and more realistic in further studies). We consider also that growing a spacer of length h has a cost ch , c being the unitary cost of growth by length unit. We can then write the expected fitness of a couple of ramets linked by a spacer of length h :

$$W(h)=R(x)+E\{R(x+h)\}-C(h), \quad (8)$$

or, applying equation (5):

$$W(h)=\alpha R(x)+\alpha\rho(h)(q(x)-\mu)+\mu-ch. \quad (9)$$

To identify the optimal spacer length h , we derivate and equate to zero the equation (9):

$$\frac{dW(h)}{dh}=0 \Leftrightarrow \alpha q(x)-\mu\frac{d\rho(h)}{dh}-c=0, \quad (10)$$

whose resolution is straightforward:

$$\frac{d\rho(h)}{dh}=\frac{1}{(q(x)-\mu)}\frac{c}{\alpha}, \quad (11)$$

or, using the variogram:

$$\frac{dV(h)}{dh}=\frac{\sigma^2}{(\mu-q(x))}\frac{c}{\alpha}. \quad (12)$$

Noting from (4) that

$$\frac{d\rho(h)}{dh} = -\frac{1}{\sigma^2} \frac{dV(h)}{dh}. \quad (13)$$

We obtain a stopping rule for the growth of a spacer under the form of a marginal value of the variogram of the resource. This makes sense, as the plant, as a prospector, needs to “know” how fast the richness of the soil changes when it moves. Equation (12) consists in the product of two terms. The first depends of the characteristics of the field, and the second is the ratio of the cost of growth by the efficiency of the extraction. In order to get some insight on the value of optimal move h , we must give a shape to the variogram. The most commonly used stationary variograms are of exponential or spherical shape (Figure V-4).

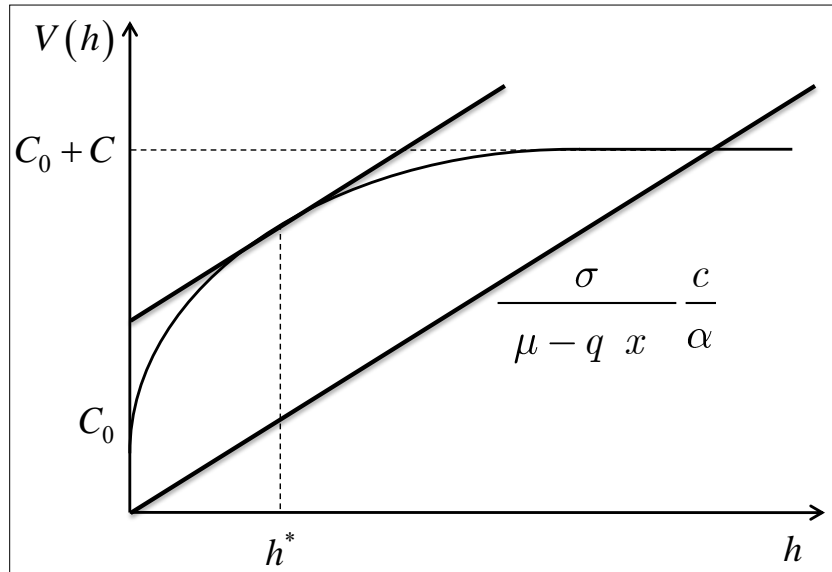


Figure V-4. The optimal displacement in the case where $\mu - q(x) > 0$ and where the variogram is either spherical or exponential.

The main characteristics of the two curves are their negative convexity everywhere, and their convergence to a sill at large distance. We then have to consider two cases according to the limit slope defined by the equation (12). If the limit slope is negative, then there is no solution. In this case, $\mu - q(x) < 0$. The local richness is higher than the average and the rationality consists in staying in this good environment. The clonal plant fixes the second ramet as

near as possible from the first. The optimal distance is determined by the cost of competition between two ramets. In the second case, if the limit slope defined by the equation (12) is positive, an optimal spacer length is obtained by the tangent to the curve having the slope so determined. This case is achieved when $\mu - q(x) > 0$. It means that the local richness is lower than the average richness of the environment. It is therefore valuable to move to escape the poor local richness area. The slower the slope, the longer should be the spacer. That sounds reasonable as the length of displacement is increased by low cost, low local variance, deficit of richness or by the efficiency of the resource extraction.

Equation (12) can be easily complicated and refined by considering some non stationary cases (gradient, variance gradient), no linear costs and non linear efficiency of the plant. We won't discuss these complications, deciding to present only the more basic model, and the very principles of modeling.

Simulations

We ran some simulations to assess the efficiency of the blind prospector rule (BPR). We compared three foraging strategies of clonal plants growing in a heterogeneous environment. The virtual environments were calculated by the following method: First, the variogram equation is defined. We used the exponential model defined by the equation:

$$V(h) = (s - n) \left[1 - \exp\left(\frac{-h}{r_a}\right) \right] + n, \quad (14)$$

where n is the nugget effect (variance in 0, $n = .1$), s is the sill (maximum variance, $s = 20.1$), r_0 the range ($r_0 = 25$). This shape was used because of its soft convexity, but any variogram shape could be used. A set of 100 points are then defined on a rectangular domain by drawing randomly 100 x values and 100 y values in two uniform distributions. At these 100 points, 100 normally distributed values are drawn with mean 0 and variance 1, constituting the vector Z . The Euclidian matrix distance of size 100^2 is then calculated, and

transformed in variogram values by equation (14) and in variance-covariance matrix by equation (3). This matrix is transformed under the form LU (Lower triangular x Upper triangular) by Cholesky decomposition. A vector with desired mean ($\mu = 15$), variance ($\sigma^2 = 5$) and spatial autocorrelation given by equation (4) is then obtained by the operation:

$$Z_f = LZ + \mu. \quad (15)$$

The points values are then interpolated by kriging on a regular grid (100x100) to obtain the final field. The first ramet of each clonal plant was randomly fixed on the grid. The spacer angle was drawn uniformly between 0 and 360°. In the case where the spacer end fell out of the grid, it was re-directed inside the grid by a right angle between the previous ramet and the grid side. For all the growth rules, the value of production efficiency α and the cost of growth c included in the blind prospector model were respectively set at 10 and 5. The minimal spacer length $\min h_{\min}$ was set at 2.

The first simulation mimics the growth of clonal plants according to the Blind Prospector Rule. To test the importance of the variogram parameters on the foraging efficiency, we ran another simulation according to the blind prospector model but changing the prior variogram parameters of the plant, differing from that of the real environment. We performed then a third simulation of clonal plants insensitive to any information of their habitat (variogram and collected resource). The growth of 300 clonal plants with 100 ramets each was simulated in the same environment for the three growth rules detailed above (100 simulations for each of the three rules).

The distribution of ramets on favorable and unfavorable areas were examined. These two types of areas were distinguished by comparison of ramet locations and the local mean. To test whether the ratio of ramets fixed in rich areas differed according to the growth rules, we used General Linear Model (GLM) analysis with a binomial error distribution. We then examined the fitness of each clonal plant according to the rule of their ramet growth. After each

simulation, the fitness of a clonal plant W with r ramets was calculated as follows:

$$W(r) = \alpha \left(\sum_{i=1}^r q(x_i) \right) - c \left(\sum_{i=1}^{r-1} h_i \right). \quad (16)$$

We used the standard Linear Model (ANOVA) to test whether the fitness differed according to the growth rule. The Bonferroni test, based on Student's t statistic, was used for post hoc testing. Both simulations and analysis were carried out using R 2.11.1 software (R development core team, 2010).

The growth pattern of a clonal plant according to the blind prospector model – using or not the appropriate variogram – clearly differs from the one obtained by the random growth rule. Figure V-5 shows one growth pattern obtained for each of the three rules.

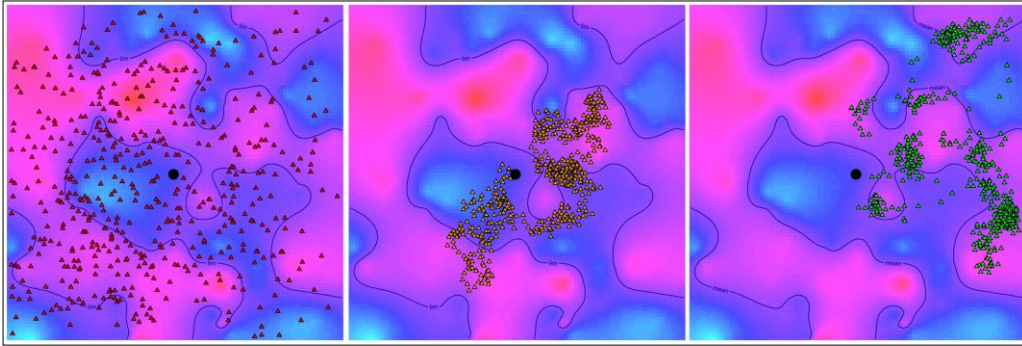


Figure V-5. Search according to the random growth rule (left), and to the blind prospector model (middle and right) of a clonal plant of 500 ramets. Growth rule of middle picture was based on the true variogram and growth rule of right picture is based on a wrong variogram. – lim-: The rich and poor areas were delimited by the local mean.

The random search case showed ramets placed by pure random walk from the initial point, irrespectively to the resource distribution. The use of BPR using the true variogram leads to an aggregated disposition of ramets, which are mostly concentrated in the richest areas. When the virtual plants use the BPR but with a wrong variogram (in our simulations the range was wrong), the aggregation remains but less concentrated in rich areas. For each of the three rules, the number of ramets in rich areas was higher than the number of ramets

in poor areas but the proportion of ramets in rich areas differed according to the growth rule used by plant (GLM, binomial error, $df = 2$, $p\text{-value} < 0.001$, figure V-6). The number of ramets in rich areas was higher for the blind prospector rule using the true variogram than the one using a wrong variogram (difference=13.1, $p\text{-value} < 0.001$) or than the random rule (difference=18.25, Bonferroni test, $p\text{-value} < 0.001$).

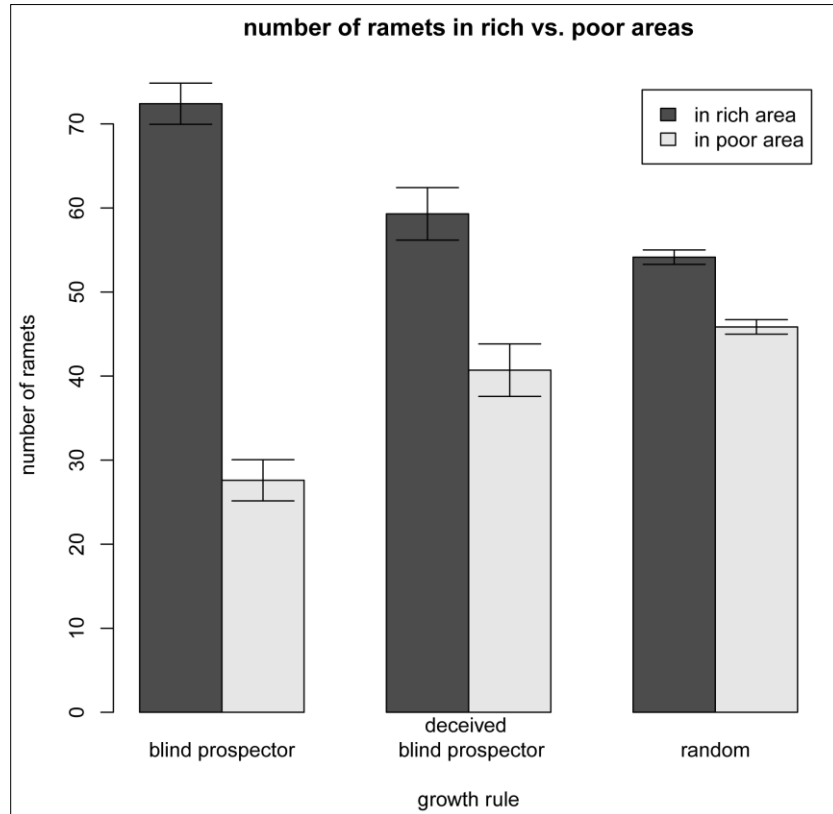


Figure V-6. Distribution of ramets in poor and rich areas (resp. lower and higher than the local mean) for the three growth rules. For each growth rule, 100 clonal plants with 500 ramets each were simulated. (error bars: standard errors)

Figure V-7 shows the fitness of clonal plants according to the growth rule they use. The growth rule that plants use changes their fitness ($F\text{-test} = 790.62$, $df = 2; 297$, $p\text{-value} < 0.001$). Plants using BPR (with the true variogram) have a higher fitness than plants using the random rule (difference = 6612 arbitrary units, Bonferroni test, $p\text{-value} < 0.001$). The plant using the true variogram has a higher fitness than the one using the wrong variogram but the difference is

lower than with the plant using the random rule (difference = 528 arbitrary units, Bonferroni test, $p\text{-value} < 0.05$). This indicates that the sensitivity of the gain function with respect to the knowledge of the variogram is not very large.

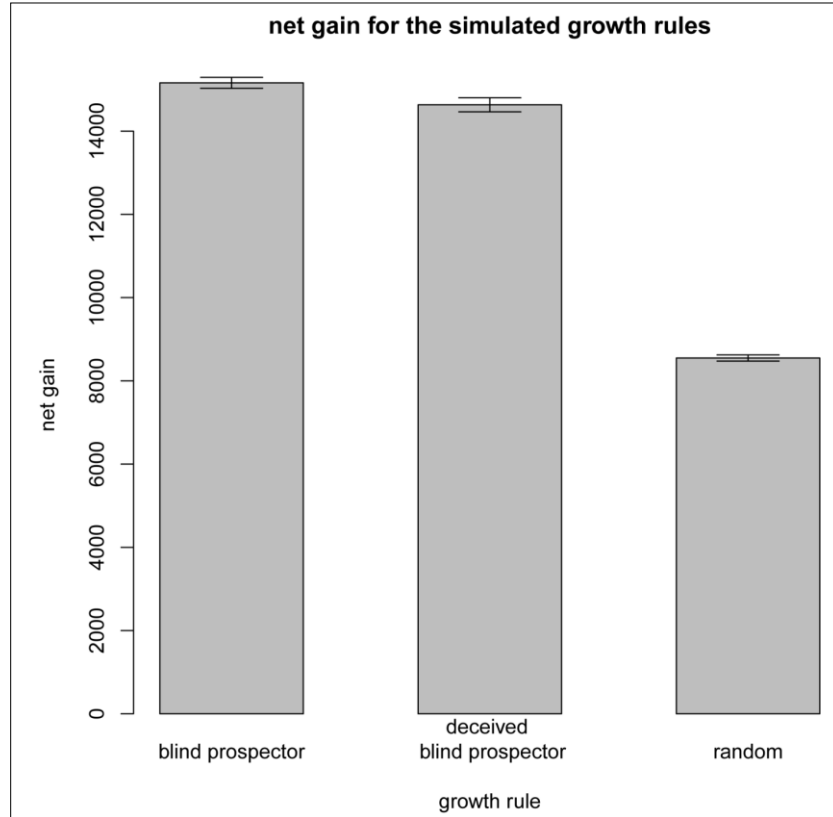


Figure V-7. Fitness gain of clonal plants according to the growth rule they use.

Discussion

This optimal foraging model for clonal plants predicts the optimal spacer length a plant should have in a heterogeneous environment. The optimal growth rule defined as BPR leads to a determined spatial pattern, concentrating the number of ramets inside high-quality areas, as observed in several examples of the literature. Although we focused only on the spacer length, neglecting other clonal growth parameters such as the branching angle and the number of spacers per ramet, the model predictions are consistent with the ‘phalanx’ and ‘guerilla’ patterns of clonal plant growth (Doust 1981; Hutchings 1988). It predicts a shorter spacer length on rich areas and a larger length on poorer ones.

This active allocation of ramet's biomass in favorable areas results in an increase of fitness gain in comparison with a random placement of ramets over the habitat.

At our knowledge, this is the first attempt to model quantitatively the optimal foraging behavior of clonal plants taking into account the costs and benefits ratio of alternative decisions (to dig or to grow). Inspired of the animal's optimal foraging framework, the optimal plant foraging behavior minimizes the costs of the spacer growth and maximizes gains of resource acquisition by ramets. McNickle *et al.* (2009), however, suggested that cost and benefit functions of clonal plant's behavior are complex and may be more elaborated than the linear relationship we assumed here. For example, the cost of a spacer growth could be higher at a long distance from the ramet than for a short distance because of the vascular transport of metabolites. In the same idea, the ability of acquiring resource from the soil could be better described by a threshold function than a linear infinite one. Indeed, the relationship between resource acquiring and the fitness gain is not always linear (Marschner 1995). As raised by McNickle *et al.* (2009), future empirical and theoretical researches should improved one's knowledge of such parameters. Equation (8) anyway gives the general framework to incorporate further refinements. For example, if the linear function of cost ch is changed by the more general function $c(h)$, equation (11) becomes:

$$\frac{d\rho(h^*)}{dh} = \frac{1}{\alpha(q(x) - \mu)} \frac{dc(h^*)}{dh}, \quad (17)$$

which does not lead to a rule graphically as simple as the BPR, but must be solved analytically or numerically. For most of the reasonable cost functions however, the main conclusions hold.

The blind prospector model points out the importance of some cues necessities to adjust the foraging behavior to the environment. The optimal spacer growth rule depends on information both from the ramet's local habitat as the mean and

the variance of the resource distribution, and from the whole environment, as the variogram. This raises the question of the origin of the information a plant uses to forage efficiently. As suggested by McNamara *et al.* (2006), there are two different processes that could lead an organism to adjust its behavior, as if it knew the current environment: from the adaptation or from the experience. If the ancestors of the clonal plant have evolved in a stable environment, then natural selection could generate organisms behaving “as if” they knew the variogram of the whole environment. We showed that the consideration of variogram – even poorly known – gives a substantial gain of fitness with BPR. In a Bayesian framework, we hypothesize that a ramet arriving in an environment similar to one of its ancestors could use a prior joint distribution of the variogram parameters that leads to the optimal foraging strategy either if the environment. This information could be used even if the environment has not been previously explored. The clonal plant could also obtain such an information through its own experience in the field. Clonal plants are characterized by the sequential sampling of the environment by ramets and by their interconnected network by spacers. Even if some clonal plants exhibit an insensitive behavior to local resource availability (Kroons & Hutchings 1995), various experimental evidences show that local cues and the environmental heterogeneity modulate the biomass allocation and the clonal traits of terrestrial and aquatic plants (Hutchings & Kroon 1994; Dong & Kroon 1994; Evans & Cain 1995; Macek & Lepš 2003; Wang & Yu 2007). Descriptive individual based models of clonal growth –diffusive, random-walk– showed how much spatial pattern of foraging are affected by local cues (Oborny 1994; Cain 1994; Cain, Dudle & Evans 1996; Sintes *et al.* 2005). Then it is reasonable to regard the foraging activity of a clonal plant as a sampling behavior of the environmental richness, collecting information from place to place and updating the prior information about the resource distribution with new collected information. The achievement of the optimal strategy detailed in our work thus depends on the ability of plants to perceive and respond to these local cues. One important assumption is that clonal plant’s behavior is conditioned

by the environmental cues because the optimal rule proposed here is based on a comparison between the average quality of the environment and the local amount of resource a ramet acquires. Both the local mean and the local variance of the resource distribution are information that must be stored during the foraging activity to adjust the behavioral response to what the plant has experienced. It is now clear that plant responses are shaped by the plant's own experiences or even by the experience of its parents (Barlow 2008; Karban 2008). Because interconnected ramets share resources and information without any central control (Oborny 2003; Gómez & Stuefer 2006; Magyar *et al.* 2007), the induction of a plastic response predicted by the blind prospector model can be achieved and mimics a memory-based mechanism due to the network pattern of multiple sampling ramets.

Acknowledgments

This work was supported by grants from the French National Agency for Research (ANR), project MODECOL. We thank Cendrine Mony, head of the MODECOL project, for her useful comments on the manuscript and her help in finding the relevant literature on the foraging behavior of clonal plants.

ARTICLE 5

Analogies between clonal plants and animals foraging : evidence of information acquisition about local richness and spatial variance

Philippe Louâpre, Anne-Kristele Bittebière, Bernard Clément,
Jean-Sébastien Pierre and Cendrine Mony

Authors' affiliation University of Rennes 1, UMR CNRS 6553 EcoBio,
263 avenue du Général Leclerc, CS 74205, 35042
Rennes Cedex, France.

Article information Soumis à *PLoS ONE*

Key words Foraging behavior, sampling, information,
plasticity, clonal plant

Abstract

Clonal plants exhibit complex growth patterns to maximize resource uptake from the environment. Clonal species respond to spatial heterogeneity by variability in internode length or branching frequency. This morphological plasticity is now considered an active foraging response, leading to ramet aggregation in favorable environments. These growth strategies exhibit analogies with animal behavior. Resource distribution data is commonly obtained from animal habitats. We hypothesized that clonal plants also collect and treat information. In the present study, we investigated the analogy between animal and clonal plant foraging behavior, emphasizing the response of clonal plants to differences in resource distribution. We quantitatively assessed differences in resource local mean and variance, based on modifications in the phenotypic response of two *Potentilla* species (*Potentilla anserina* and *P. reptans*) foraging on different artificial environments. Internode lengths along a primary linear stolon were measured following growth under four environmental conditions, including rich, medium, poor soils, or a soil of varying quality (a random series of these soils). We also tested the experimental treatment effect of the clone on its foraging response. Results demonstrated that the two related species responded similarly to the quality of the environment (i.e. soil quality), however *P. reptans* responded to resource distribution variability. In both species, treatment effects by the entire genet influenced the plastic response at the ramet level. Our results demonstrated that, consistent to foraging animals, clonal plants responded similarly from ramet to ramet, and adjusted their foraging behavior accordingly.

Introduction

Organisms cope with spatial heterogeneity and unpredictability. They consequently evolved adaptive responses to maximize their fitness (Karban 2008). This adaptive response became a central issue for behavioral ecologists. Numerous works highlighted the foraging behavior of animals face to such situation, investigating issues such as prey choice or patch residence time (Stephens & Krebs 1986; Danchin, Giraldeau & Cezilly 2008). A growing number of studies transpose this concept to the plant world (e.g. Bell 1984; Kelly 1990; Hutchings & Kroon 1994; Evans & Cain 1995; Runyon, Mescher & De Moraes 2006; Albert *et al.* 2008; McNickle & Cahill 2009). As food for animals, nutriment, light and moisture are spatially distributed resource with fine-scale variation for plants (Chazdon, Williams & Field 1988; Jackson & Caldwell 1993; Hutchings & Kroon 1994; Gross *et al.* 1995). Plants, as animals, optimize their resource intake rate by using efficient acquisition strategies (Bazzaz 1996; Trewavas 2006).

Clonal plants show specificities among the plant world making the analogy between animal and plant foraging fruitful (Oborny & Cain 1997; McNickle *et al.* 2009). They are composed of feeding sites (ramets) connected by spacers (stolons and rhizomes). Connected ramets share resource by physiological integration (Oborny, Czárán & Kun 2001). Since the works of Bell (1984) and Hutchings and de Kroon (1994), it is now accepted that clonal plants show a foraging behavior in response to environmental signal such as the resource quantity in a wide range of habitats (Birch & Hutchings 1994; Kroons & Hutchings 1995; Ikegami, Whigham & Werger 2007; Macek & Lepš 2008). For example, a decrease of internode length in favorable areas was observed in numerous species, either for light (Slade & Hutchings 1987b; Dong 1993; Dong & Kroon 1994) or nutriment (Slade & Hutchings 1987a), increasing the ramets' density in favorable areas. This growth plasticity is viewed as an opportunity for clonal plants to "choose" the more favorable areas to explore (Macdonald & Liefers 1993; Hutchings 1999).

In comparison with foraging animals, ramets are sessile units being definitively established in the soil after root digging (Li & Wang 2006; McNickle *et al.* 2009). As a consequence, a clonal plant could be viewed as a mobile forager, not by moving their foraging units, but by growing supplementary foraging units, a fundamental difference with animals. For this reason, clonal plants occupy an interesting position between mobile animals and immobile plants (Oborny & Cain 1997). Taking into account the specificities of the model, we thus expect that clonal plants, show similarities with animals in their foraging strategies.

One way to respond to the resource heterogeneity is to collect information about the spatial distribution in order to localize and to select the more favorable areas in where to forage. Face to a resource heterogeneously distributed, animals collect information about their environment (*e.g.* the quality of the visited patch or the variability between patch quality) and modify their foraging behavior adaptively (Giraldeau 2008). This was showed in many taxa, from bird to insect and mammals including humans (*e.g.* Bacon, Hurly & Healy 2011; Louâpre *et al.* 2011; Vásquez *et al.* 2006; Louâpre *et al.* 2010). In some recent studies, the foraging behavior of plants is compared with an information sampling (Gómez & Stuefer 2006; Magyar *et al.* 2007) just as in animals. It seems plausible that collecting and processing information from ramet to ramet could be of prime importance for plants to cope with heterogeneous environments but the way clonal plants process information is still unknown.

We hypothesize that clonal plants collect information about resource distribution each time a ramet digs the soil and that they respond to this collected information, sharing it between previous fixed ramets. To continue the analogy with animals, information used by clonal plants could differ from the one used by foraging animal because in the first case, the resource is generally patchy distributed while in the second case, a continuum of distribution is more likely to describe the plant's environment. Two kinds of

information could be used by clonal plants: the local soil quality and the variability in the resource distribution. The local soil quality is relevant for clonal plants to inform on the richness of the area around the ramet. The internode length between two ramets should be shortened if the richness is high in order to aggregate the subsequent ramets in this favorable area. Conversely, the internode length should be lengthened if the richness is low in order to escape this unfavorable area. The second information, about the variability in the resource distribution, indicates how much the soil quality at a given distance from the ramet is expectable according to the first information. That is, the internode length should be shortened in a highly variable resource distribution due to the unpredictability of the environment at short distance. If the variability of the resource distribution is weak, then the environment becomes more predictable at a longer distance. The internode length should depend on the local richness of the soil, as detail above. We point out that the first information about the local richness is accessible for a single ramet digging the soil. The behavioral response could be showed directly by modifying the internode length. The second information about the variability requires sharing information between ramets, that could be archived by integration through the clonal network.

We observed the behavioral response of clonal plants in artificial environments. These environments differed by the average soil quality or by the variance between the sampling points of ramets. We quantified the effect of these two types of information on the foraging behavior of the plants by measuring the internode length between each ramet of a genet, constrained to a linear growth. The experience of the clonal plant could also modify the foraging behavior of ramets through accumulated information. We also quantified the behavioral response of the last ramets of a genet sampling a soil of the same quality as function of the genet's experience.

Materials and Methods

The biological material

We chose two stoloniferous species – *Potentilla reptans* L. and *P. anserina* L. – of the same genus *Potentilla* (Rosaceae) to avoid most phylogenetic differences in the response. Adult rosettes of both species form long, sympodial stolons with rooted ramets at their nodes (Eriksson 1986a; Stuefer *et al.* 1994; Stuefer & Huber 1998). Rooting occurs if the lower part of the stolon node contacts moist soil (personal observation). Internodes are usually of 10 to 20 cm long, depending on the environmental conditions and on the position of internodes along the stolon (Kroon *et al.* 1994; Stuefer & Huber 1998). In the absence of physical disturbance, ramets remain connected throughout one growing season (Stuefer, Van Hulzen & During 2002). These two species are common in disturbed habitats such as grazed grasslands, road margins, lakes and river shores (Eriksson 1986a; Stuefer *et al.* 1994). *P. anserina* can also be found on seashores and in salt-marshes (Eriksson 1988b).

Pre-treatment conditions

In winter 2009, 12 genets of *P. anserina* and of *P. reptans* were randomly collected in three different sites each in the east part of Brittany, characterized by optimal productivity values for the two species (the two species were collected in two common sites and in one specific site for each species). The three sites were chosen to represent typical habitats for the species and included mown and grazed meadows, wet oligotrophic or eutrophic meadows. Four clones per species per site were collected sufficiently distant from one to the other to assume that they correspond to different genotypes. We cultivated them for 6 months on a garden soil substrate under uniform outdoor conditions in the experimental garden of the University of Rennes (France). In order to obtain 12 genets characterized by the same growing experience, we transplanted in early May the newly produced ramets of each clone in trays filled with a substrate of medium quality (50% of sand and 50% of compost,

see below). Plants were watered every two days to avoid any water stress. On the 1st of July 2010, we cut off four clonal units from each of the 12 pre-cultivated clones of the two species. The clonal unit was constituted of one ramet (a rooted node, its leaves and its axillary buds) with one internode of connection. Clonal units were of similar size and age.

The experiment

The experiment was run in the garden of the University of Rennes (France) from the beginning of July to the beginning of October 2010. Each of the four related units was then randomly assigned to one replicate of the four treatments tested. Each clone was cultivated in square plastic pots (8 x 8 x 7 cm³) arranged in a line, one pot being assigned to the cultivation of one ramet (Figure 1). We simulated three levels of soil quality through different mixtures of sand and compost respectively: poor 3:1, medium 1:1, rich 1:3. The compost contained a slow diffusing fertilizer (amounts equivalent to 0.44 kg.m⁻³ N, 0.5 kg.m⁻³ P, 0.56 kg.m⁻³ K) ensuring a stable soil quality throughout the experiment. The Poor, Medium and Rich treatments were characterized by a null variability in soil quality whereas the Variable treatment has an average quality equal to the medium treatment with a non-null variability (Figure V-8). We transplanted the clonal units in the first pot of the line filled with a medium quality soil to limit the transplantation stress. The quality of the second to the 13th pot corresponded to the treatment tested while the three last pots of the line (14-16) were filled with a medium quality soil to have comparable soil nutrient conditions at the end of the clone growth (Figure V-8). The cultures were watered every day and the weeds were removed manually. During the clonal growth, the secondary connections and the flowers were cut off. We harvested each clone, when a ramet rooted in the last pot of the line and measured each internode length.

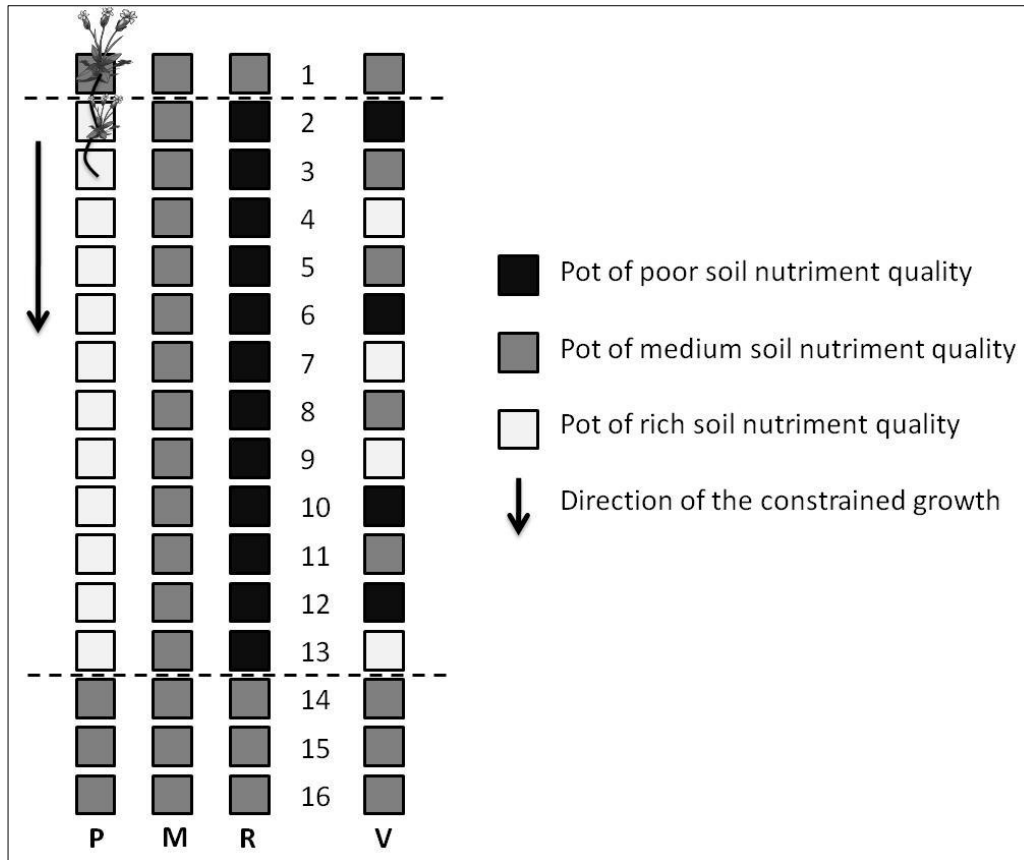


Figure V-8. The experimental design. The clonal growth was oriented in the direction indicated by the arrow with a single ramet per pot. The letters designate the different treatments tested: P poor, M medium, R rich and V variable (see Materials and Methods section for details).

Data collection and statistical analysis

We analyzed the internode lengths from ramets 2 to 13 using Generalized Additive Models (Hastie & Tibshirani 1990; Package GAM in RTM 2.13.1, see Hastie 2011) due to the non-linear response of the ramets in each series. GAM extends linear and generalized linear models to include smooth function of explanatory variables. Using a GAM allowed predicting the internode lengths by estimating unspecific functions of the predictor variables such as the soil richness or previous experience of the plant. We studied the effect of (i) the soil quality and (ii) the variability of the resource distribution on the response in two models, whatever the shape of the response. We included the origin of the clone as covariate in the two models. To avoid autocorrelation of residuals, we also included the previous internode length as covariate. The

absence of significant autocorrelation was checked with the *acf* function (package Stats – RTM 2.13.1). Generalized Linear Models (Poisson distribution with a log link function) were used to analyze two other foraging responses, the number of flowers and the number of supplementary stolons cut during the experiment. We also analyzed the internode length between the last four ramets (13-16) independently. These data were collected in different pots for each clone making them correlated in space. We used Generalized Estimated equations (GEE – package geepack – RTM 2.13.1) including the series of pots as clumped factor and Tukey post hoc test (Tukey Honest Significant Difference). The analyses of repeated measures were detailed by Zeger and Liang (1986).

Results

Effect of the soil quality on the foraging behavior of the genets.

For both species, the mean internode length increased from ramets 2 to 6, and then stabilized or decreased whatever the treatment (ramets 6 to 13) (Figure V-9). Regardless of the shape of the response, the soil quality had a significant effect on the length of the internode length in *P. anserina* ($F_{2,347.53} = 4.3$, $P\text{-value} = 0.014$;) and in *P. reptans* ($F_{2,374.265} = 3.5$, $P\text{-value} = 0.031$). In the two species, the internode length decreased in the Rich treatment while it was similar in the Poor and Medium treatment (Table V-1). The origin of the clone and the previous internode length also influenced the internode length of *P. anserina* (respectively, $F_{2,347.53} = 12.1$, $P\text{-value} < 0.001$ and $F_{2,374.265} = 27.7$, $P\text{-value} < 0.001$) and *P. reptans* ($F_{1,347.53} = 82.5$, $P\text{-value} < 0.001$ and $F_{1,374.265} = 61$, $P\text{-value} < 0.001$) (Table V-1).

The number of flowers and the supplementary stolons cut during the experiment did not differ between the different soil qualities in *P. reptans* (respectively, $\chi^2 = 10.72$, $df = 12$, $P\text{-value} = 0.553$ and $\chi^2 = 48.1$, $df = 50$, $P\text{-value} = 0.55$) and in *P. anserina* ($\chi^2 = 24.9$, $df = 24$, $P\text{-value} = 0.413$ and $\chi^2 = 34.85$, $df = 38$, $P\text{-value} = 0.616$).

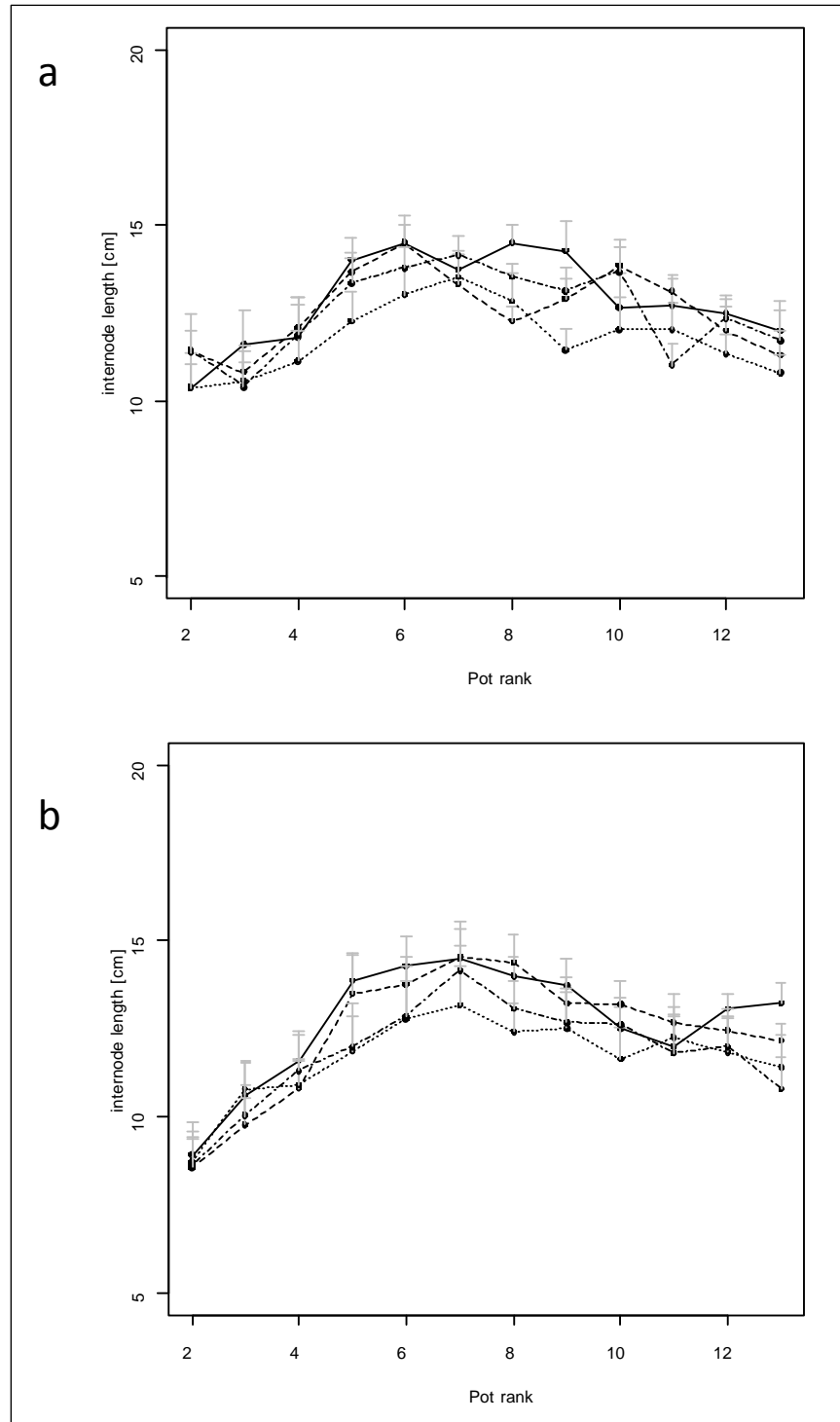


Figure V-9. Mean internode length (\pm standard error) of *P. anserina* (a) and *P. reptans* (b) from ramets 2 to 13 in the four treatments (solid=Poor, dashed=Medium, dotted=Rich, dotdash=Variable).

Species	Factor / Covariable	modality	β	SE	t	P-value
<i>Potentilla anserina</i>	Treatment	Medium	0.000	0.000		
		Poor	0.132	0.246	0.537	0.591
		Rich	-0.529	0.244	-2.166	0.031
	Clone's origin	Site A	0.000	0.000		
		Site C	-0.831	0.243	-3.418	< 0.001
		Site B	-1.240	0.259	-4.784	< 0.001
	Previous internode length		0.426	0.047	9.083	< 0.001
<i>Potentilla reptans</i>	Treatment	Medium	0.000	0.000		
		Poor	0.262	0.251	1.043	0.297
		Rich	-0.431	0.253	-1.702	0.047
	Clone's origin	Site D	0.000	0.000		
		Site A	1.684	0.295	5.704	< 0.001
		Site B	-0.781	0.256	-3.043	< 0.01
	Previous internode length		0.379	0.048	7.806	< 0.001

Table V-1. Generalized additive equations showing the effects of the average soil quality and the origin of the clones on internode length of *P. anserina* and *P. reptans* (from ramets 2 to 13). β : estimated regression coefficients; SE: standard error of β ; *P-value*: significance of β .

Effect of the variability of the resource on the foraging behavior of the genets.

The variability of the resource distribution modifies the genet response in *P. reptans*, but not in *P. anserina* (respectively, $F_{1,267.7} = 4.143$, *P-value* > 0.05, $F_{1,178.9} = 0.208$, *P-value* = 0.649). The internode length decreased in the Variable treatment in comparison with the Medium treatment (Table V-2). As previously showed, the origin of the clone and the previous internode length also had a significant effect on the length of the subsequent internode in *P. reptans* (respectively $F_{2,178.9} = 4.1$, *P-value* = 0.018; $F_{1,178.9} = 24.5$, *P-value* < 0.001) and in *P. anserina* (respectively $F_{2,267.7} = 19.5$, *P-value* < 0.001; $F_{1,267.7} = 48.7$, *P-value* < 0.001).

The number of flowers and the supplementary stolons cut during the experiment did not differ between the different resource distributions in *P. reptans* (respectively, $\chi^2 = 2.705$, *df* = 5, *P-value* = 0.745 and $\chi^2 = 23$, *df* = 22, *P-value* = 0.406) and in *P. anserina* (respectively, $\chi^2 = 7.873$, *df* = 8, *P-value* = 0.446 and $\chi^2 = 11.94$, *df* = 13, *P-value* = 0.533).

Species	Factor / Covariable	modality	β	SE	t	P-value
<i>Potentilla anserina</i>	Treatment	Medium	0.000	0.000		
	Clone's origin	Variable	-0.115	0.252	-0.456	0.649
		Site A	0.000	0.000		
		Site C	-0.038	0.305	-1.266	0.207
	Previous internode length	Site B	-0.903	0.315	-2.865	< 0.01
<i>Potentilla reptans</i>			0.340	0.068	4.946	< 0.001
	Treatment	Medium	0.000	0.000		
	Clone's origin	Variable	-0.508	0.250	-2.035	< 0.05
		Site D	0.000	0.000		
		Site A	1.632	0.354	4.610	< 0.001
	Previous internode length	Site B	-0.887	0.314	-2.825	< 0.01
		0.406	0.593	12.6.984	< 0.001	

Table V-2. Generalized additive equations showing the effects of the variability of the resource distribution and the origin of the clones on internode length of *P. anserina* and *P. reptans* (from ramets 2 to 13). β : estimated regression coefficients; SE: standard error of β ; *P-value*: significance of β .

Effect of the genet experience on the foraging behavior of the ramets.

To test the effect of the experience on the foraging behavior of clonal plant, we compared the mean internode length between ramets 13 to 16 in a medium soil quality according to the sequence they experienced (Figure V-10). The internode length between the last four ramets depended on the treatment in *P. anserina* and *P. reptans* (GEE, respectively $\chi^2 = 44.2$, $df = 6$, $P < 0.001$; $\chi^2 = 28.06$, $df = 6$, $P < 0.001$). For *P. anserina*, the length of the last three internodes did not vary after growing in the Medium and in the Variable treatment (Figure V-10, Table V-3). It was shorter in the lasts pots after growing in the Poor treatment and was longer after growing in the Rich treatment (Figure V-10, Table V-3). For *P. reptans*, the length of the last three internodes did not differ among treatments except after growing in the Poor treatment where the mean internode length decreased significantly between each ramet (Figure V-10, Table V-3).

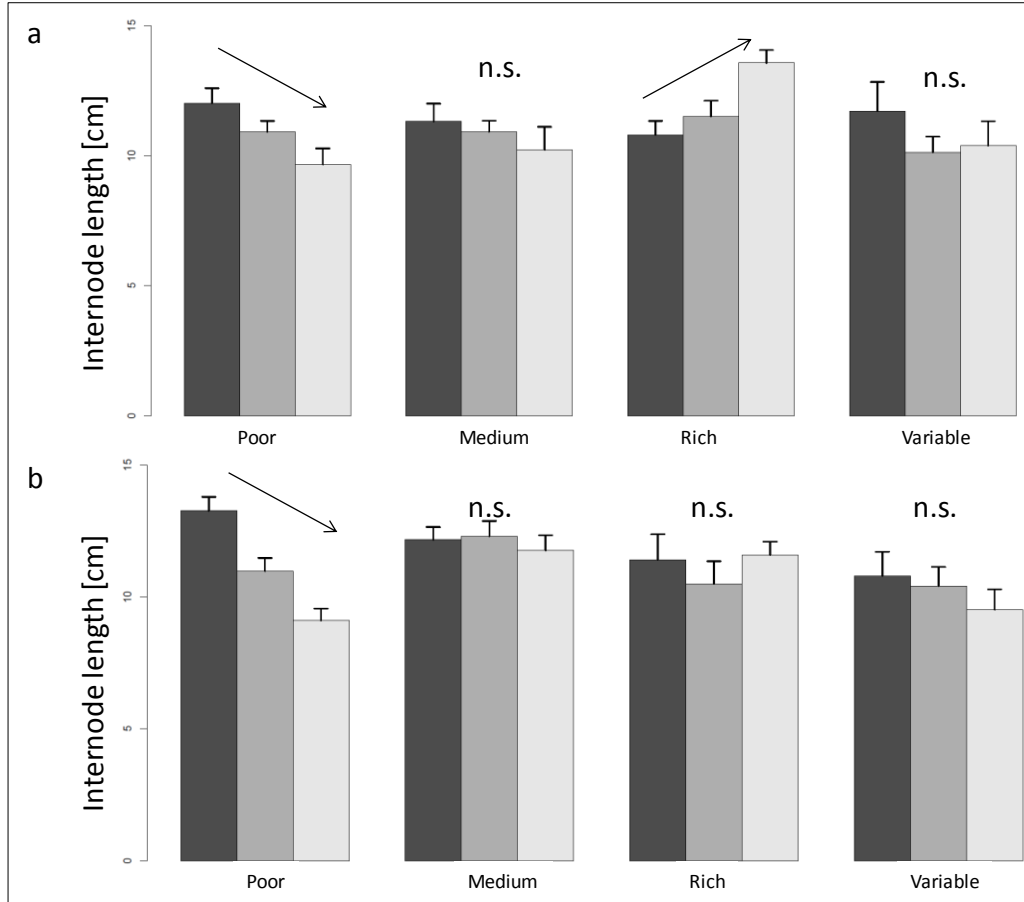


Figure V-10. Mean internode length (\pm standard error) of *P. anserina* (a) and *P. reptans* (b) between the last four ramets (13-16) in the four treatments (internode length between the 13th and 14th ramets in dark, between the 14th and the 15th ramets in grey, between the 15th and the 16th ramets in light grey).

Species	Inter-nodes *	Treatment							
		Poor		Medium		Rich		Variable	
		diff	P-value	diff	P-value	diff	P-value	diff	P-value
<i>P. anserina</i>	14-13	-1.11	0.332	-0.38	0.916	0.70	0.639	-1.58	0.448
	15-13	-2.36	0.013	-1.08	0.510	2.77	0.004	-1.32	0.564
	15-14	-1.25	0.251	-0.70	0.754	2.06	0.033	0.25	0.978
<i>P. reptans</i>	14-13	-2.28	0.008	0.13	0.984	-0.92	0.700	-0.38	0.940
	15-13	-4.15	<0.001	-0.40	0.858	0.17	0.988	-1.27	0.511
	15-14	-1.87	0.031	-0.54	0.765	1.09	0.607	-0.89	0.717

* Internodes are identified by the rank of the ramet initiating the stem.

Table V-3. TukeyHSD multiple comparison of mean internode lengths of *P. anserina* and *P. reptans* between the last four last ramets (13-16) for each treatment. diff: Difference of mean internode lengths (cm), P-value: Significance of the difference at 95% family-wise confidence level.

Discussion

Local soil quality and variability of distribution as information for clonal plants

The present study aimed at highlighting which information clonal plants collect in order to respond to resource heterogeneity. In our experimental conditions, the foraging response focused on the internode length on a linear growth, not on other traits such as ramification or sexual reproduction, which were not modified by the treatments. The internode length varied with the treatments showing that the two types of information we manipulated in the experiment is used by clonal plants in order to respond to their environment: the local richness and the variability of the resource in the soil.

At the scale of the genet, the two species responded to the local soil quality in similar way: the mean internode length between ramets of a series decreased in a rich soil. This behavior allows ramets aggregation to consolidate the occupation of favorable patches and maximize the acquisition of resources as reported in other species like *Glechoma hederacea* (Slade & Hutchings 1987a; Cain 1994). Information about the local soil quality is thus collected by ramets of the two species, reducing the internode length adaptively in favorable conditions. About the variability of the resource condition, only *P. reptans* genets responded to this information: the variable treatment led to shorter internodes than the medium treatment although these were of similar average resources levels. This behavior has been shown to be adaptive under variable nutrient conditions (Hutchings 1999). It allows clones to be more productive than in fix constant nutrient conditions by a specific allocation of resource in the requiring ramets. Responding to the variability of the resource distribution requires for *P. reptans* to be informed not only on local signal such as soil quality but also on past information acquired by previous ramets.

Resource quality or variability were not the only factors determining the foraging behavior of the two *Potentilla* species. Internode plasticity was limited

whatever the nutrient resources by a strong influence of the previous internode length. Internode growth is interplay between foraging behavior, structural constraints and resource availability (Huber, Lukács & Watson 1999). Clone origins also determined plant response by influencing the internode length in the two species. The pre-treatment conditions were not sufficient to erase past experience. It is plausible that we selected different genotypes with different foraging behavior in the different collecting sites. This was a demonstration of the so-call genetic knowledge of the environment, as it was pointed out by Slade and Hutchings (1987a). The foraging response of clonal plants thus may results of information from two different origins: an active sampling of the resource distribution and an adaptation to the genet condition. Because our experiment was designed to study the influence of information actively used by clonal plants, further investigation is required to quantify the influence of the environmental adaptation on the foraging behavior of clonal plants.

Integrated information and relative perception of soil quality

The internodes length depends on the resource quality locally sampled by a ramet and also on the resource quality previously experienced by the entire clone. In the medium quality soil, genet decreased (in both species) or increased (only in *P. anserina*) their internodes length when they previously experienced poor or rich resources respectively. This confirms that clonal plants acquire and integrate information about their environment when sampling resources through their ramets. We hypothesize that the local soil quality is information used by clonal plant relatively to its own experience. To respond to the variability of the resource distribution requires information exchanging between ramets through the genet. This plastic adjustment necessitates a mechanism of communication between ramets which may rely on the physiological integration demonstrated in *P. reptans* and *P. anserina* (Stuefer *et al.* 1994). Transduction of information may be performed through plant hormones (auxin or abscisic acid) or resource molecules (sugar or ionic nutrients) (Sachs 2001; Oborny 2003). The lack of response in *P. reptans* when growing from a rich to a medium environment

may be due to a lower requirement in soil nutrients for its growth than *Potentilla anserina* (Ellenberg *et al.* 1992).

A foraging behavior different among species

P. anserina and *P. reptans* did not detect and respond similarly to the local soil quality and to the variability of the resource distribution. At the genet scale, both species responded to the first information while only *P. reptans* responded to the second one. Both species were able to detect a local increase or decrease (only in *P. anserina*) of the resource level and to respond to it depending on their previous experience. Both species displayed similar mean internode lengths, indicating that the difference in the behavioral response is independent of a size effect but may rather include two processes. Firstly, it may be due to a difference in the integration distance between the two species. Such difference has been highlighted between species of the same genus and even within genotypes in another Rosaceae species, *Fragaria chiloensis* (Alpert 1999; Alpert, Holzapfel & Slominski 2003). *P. reptans anserina* may display a shorter physiological integration distance than *P. anserina* in which the resource variability would be integrated along the whole genet. This leads *P. anserina* to a similar response in the constant Medium and the Variable treatment. A local change in the quality of the resource sampled may thus alter the overall resource level within the stolon and induce a response in the internode length.

Secondly, the two species may differently alter their foraging strategy favoring plasticity either in the resource acquiring organs (i.e. photosynthetic tissues or roots) or in the exploration organs (i.e. connections). Plasticity of *P. reptans* in response to shade has been shown to preferentially occur in resource acquiring organs (e.g. petiole length) rather than in exploration organs (e.g. internode length) (Huber 1996; Zhang, Chen & Dong 2000). We expect therefore *P. anserina* to have a stronger plasticity in the exploration organs, allowing this species to detect resource variability through a certain number of sampling points. These responses may explain the good adaptation of both species to small-scale resource heterogeneity, characterizing the disturbed habitats in

which they occur (Eriksson 1986b, 1988a; Stuefer *et al.* 1994). More work is needed to disentangle the effect of these two possible processes in plant response to soil quality and variability.

Clonal plants and animals: similarities in foraging?

To behave adaptively in a heterogeneous environment, organisms have to perceive and use information about resource quality or variability. Our study demonstrates that clonal plants share with animals some similarities in the adjustment of their behavior. More than a passive reaction norm, clonal plants perceive both local soil quality and variance about resource distribution, which is closed from information used by animals foraging on a patchy resource. As McNickle *et al.* (2009) claimed for a new conceptual foundation of optimality in plant foraging behavior, we point out here that similarities between plants and animals in the information processing should inspire studies of proximal mechanisms based on information used by clonal plants in the larger field of behavioral ecology. One limitation of this approach is that plants do not have any known nervous system to process information (see Alpi *et al.* 2007). The network pattern of clonal plant however is composed of ramets and spacers, exempting them of having a proper nervous system. Indeed, any network of interconnected modules (neurons, ramets...) seems capable of such processes (Trewavas 2003, 2005, 2006; Kroon *et al.* 2009).

Analogies between foraging animals and plants become increasingly fruitful because they allow researchers to ask relevant questions about plant ecology and their evolution using concepts emerging from other disciplines. Taking into account the specificities of the animal and plant models, we highlighted here some convergences between them such as information used during foraging and the effect of both resource sampling and genetic knowledge. The effect of the plant experience to the ramet behavior makes this comparison a step further by suggesting similarities between animal memory and clonal integration, thus opening to many more investigation on the foraging behavior of clonal plants.

Acknowledgements

We are grateful for financial support from the Agence Nationale de la Recherche for CM (ANR-08-SYSC-012) and Maxime Bavière for technical support.

CHAPITRE VI. Conclusion générale et perspectives

L'objet d'étude de cette thèse est la décision, ainsi que sa réalisation par l'usage de l'information biologique, à travers une approche variée du comportement d'approvisionnement dans trois groupes biologiques bien distincts : les hyménoptères parasitoïdes, les humains et les plantes clonales. Nous avons vu dans le chapitre II que la décision est en partie une métaphore. Chez l'homme, la rationalité cognitive implique l'analyse du problème qui précédera une décision. En écologie comportementale, la décision relève d'avantage d'un constat : un organisme, quel qu'il soit, a la possibilité de faire un choix, en ignorant *a priori* la conduite à suivre. Le choix d'une tactique particulière, dirigé par le principe de rationalité écologique, est alors constaté. La notion de décision est donc applicable à l'ensemble des modèles biologiques utilisés dans cette thèse.

Trois objectifs généraux ont été proposés en introduction (Figure I.1). Dans le cas courant d'une ressource agrégée dans l'environnement, nous avons identifié l'information pertinente et son utilisation dans le processus décisionnel, définissant ainsi une hiérarchie dans les informations perçues chez les insectes parasitoïdes. Nous avons ensuite mis en évidence le processus décisionnel sous-jacent convergeant avec l'estimation bayésienne chez l'humain. Nous avons enfin élargi le paradigme classique à une distribution continue de la ressource chez les plantes clonales en exploitant les particularités du modèle biologique, notamment la structure en réseau persistant dans l'environnement.

Les résultats présentés dans les différents chapitres permettent de relever des cohérences, des convergences dans l'utilisation de l'information biologique, notamment dans son traitement bayésien entre les différents modèles. Les principaux résultats sont présentés dans la figure VI-1. Au travers de ces différents objectifs, nous avons identifié les heuristiques efficaces permettant de mimer des processus décisionnels complexes en tenant compte de l'information pouvant réellement être utilisée par les organismes.

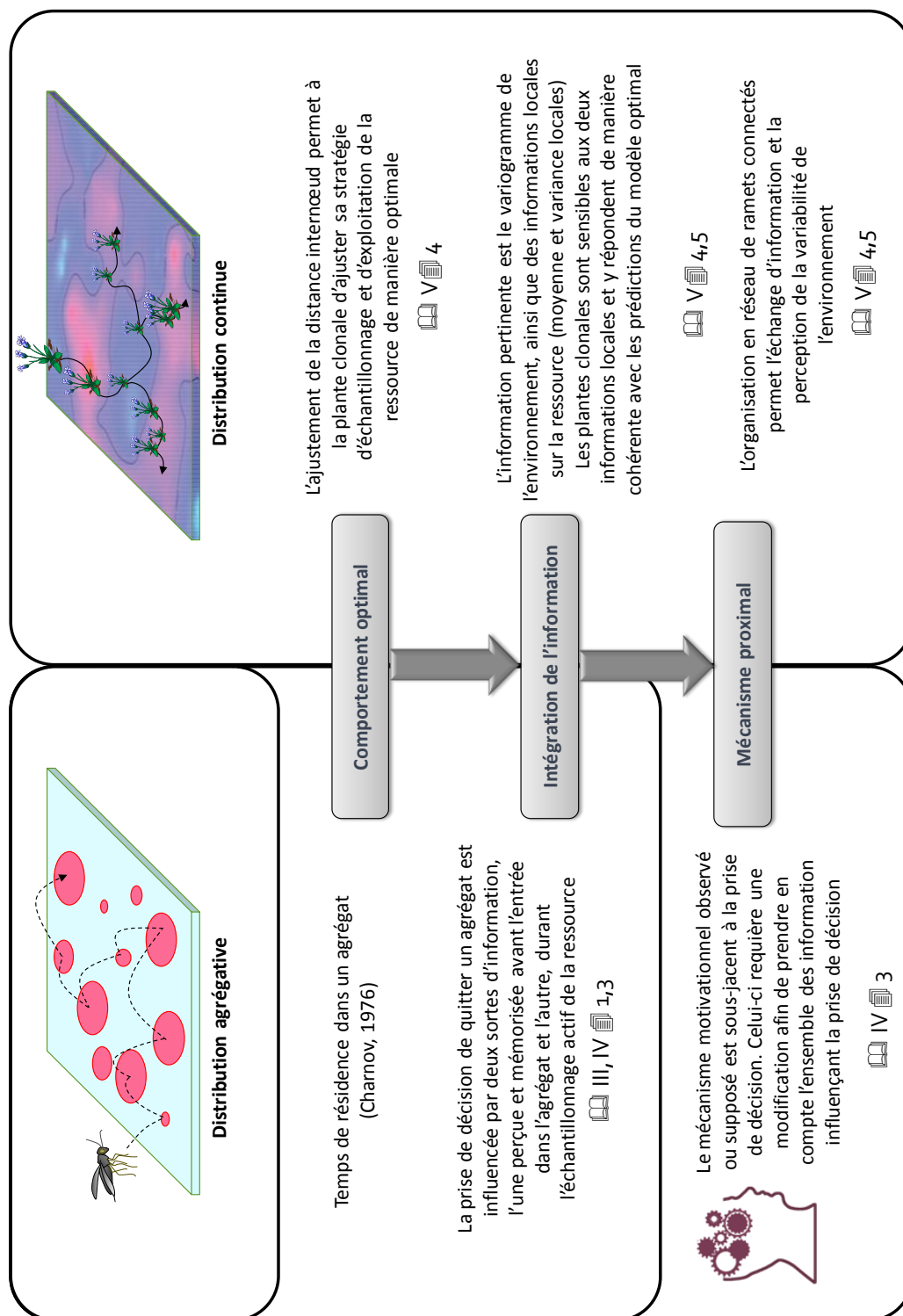


Figure VI-1 L'articulation des principaux résultats de la thèse. Les chapitres (📖) et articles (📄) concernés sont représentés avec leurs numéros respectifs.

Le mécanisme sous-jacent à la prise de décision

L'homme nous a permis d'approcher de manière directe le processus cognitif sous-jacent à la prise de décision de quitter un agrégat. Il a ainsi été possible, pour la première fois, d'observer le résultat de la prise de décision tout en étudiant le mécanisme proximal sous-jacent (**ARTICLE 3**). Le mécanisme proximal mis en évidence dans cette étude présente des similitudes fortes avec celui soupçonné chez les hyménoptères parasitoïdes mais présente aussi quelques particularités. De manière assez surprenante compte tenu de ses capacités de raisonnement complexes, l'humain utilise un mécanisme proximal basé sur la motivation qui est concordant avec le mécanisme de Waage : la motivation, telle qu'il est capable de l'auto-évaluer, décroît de manière linéaire au cours du temps et la rencontre avec la ressource entraîne un regain brutal de celle-ci. Nous reviendrons sur les conséquences d'une telle concordance dans le mécanisme proximal entre différents modèles biologiques.

Chez l'humain, les différents paramètres du modèle motivationnel sont insensibles à la distribution de la ressource ; ce qui distingue, au moins dans le détail, les humains de la plupart des autres modèles biologiques chez lesquels ce mécanisme a été soupçonné. Les sujets humains n'adaptent pas le mécanisme motivationnel à la distribution de la ressource et utilisent un mécanisme incrémental, efficace lorsque la ressource est distribuée de manière agrégée (Iwasa *et al.* 1981). Il est probable que des erreurs dans la perception de la variabilité de la ressource et dans l'estimation de la prédictibilité de l'environnement soient à l'origine de la sous-optimalité de la prise de décision humaine. L'insensibilité cognitive qui en résulte peut s'expliquer par une adaptation ancestrale aux conditions de vie des Hominidés, où les ressources (troupeaux, buissons...) étaient vraisemblablement très agrégées (Wilke & Barrett 2009). Ces résultats iraient alors dans le sens de l'hypothèse darwinienne de l'adaptation ancestrale (Darwin 1871) évoquée dans différents travaux (Robson & Kaplan 2003; Hutchinson *et al.* 2008; Wilke *et al.* 2009). Pour Darwin, « l'homme porte toujours dans sa condition physique le sceau

ineffaçable de son humble origine ». Il semble maintenant clair que les processus cognitifs de l'homme moderne portent aussi cette marque indélébile de son histoire évolutive.

Bien que la majorité des sujets montrent un profil motivationnel cohérent avec le mécanisme de Waage, plusieurs d'entre eux s'écartent d'une manière plus ou moins importante du profil incrémental dominant. La mesure de la motivation peut avoir entraîné un biais dans l'identification du mécanisme proximal. Il se peut aussi que d'autres heuristiques puissent être à l'œuvre dans l'élaboration de la prise de décision humaine. Cependant, l'analyse de l'ensemble des profils n'a pas permis d'en relever l'existence. L'investigation des processus neuronaux sous-jacents est envisageable afin d'étudier de manière encore plus directe le mécanisme proximal, notamment par la pupillométrie ou l'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (IMRf).

La hiérarchie de l'information dans la prise de décision

Le dispositif expérimental utilisé avec les sujets humains n'a pas permis d'étudier l'effet de l'information perçue dans l'environnement sur l'estimation de la qualité d'un agrégat et les conséquences sur la prise de décision. Le but des études menées sur le comportement d'approvisionnement des femelles *A. tabida* était donc de comprendre comment différentes sources d'information activement perçues par les individus sont utilisées dans l'élaboration de la prise de décision de quitter un agrégat en considérant le processus d'estimation sous-jacent. Nous nous sommes focalisés sur deux sources d'information, l'une passée (l'expérience dans l'agrégat précédent), et l'autre présente (le niveau de kairomones et la rencontre avec un hôte). Le modèle biologique s'y prête particulièrement puisque de nombreux travaux ont déjà mis en évidence la réponse des femelles *A. tabida* à de nombreuses sources d'information (Galis & van Alphen 1981; van Alphen & Galis 1983; Thiel & Hoffmeister 2004, 2006, 2009). Nous avons distingué l'influence de chacune des sources d'information

activement perçues par les individus testés dans le processus décisionnel (**ARTICLE 1**).

Sous l'hypothèse du mécanisme motivationnel tel qu'il a été proposé par Waage (1979), nos résultats confirment que le temps de résidence dépend de la réponse des femelles parasitoïdes au niveau de kairomones perçues. De même, la ponte entraîne l'augmentation du temps de résidence, observation cohérente avec le mécanisme motivationnel incrémental. Ces résultats ne remettent donc pas en question l'utilisation par un hyménoptère parasitoïde d'un mécanisme proximal convergent avec la mise à jour bayésienne de la qualité de l'agrégat (voir Pierre 2011). Cependant, la réponse aux kairomones (en l'absence de ponte) et l'effet incrémental dû à une ponte sont modifiés par l'expérience de l'agrégat précédent, ce qui introduit une hiérarchie des niveaux d'information. Notons toutefois qu'il ne nous est pas possible de mesurer de manière directe la motivation d'un hyménoptère parasitoïde à l'heure actuelle, mais uniquement par l'étude d'indicateurs indirects comme l'agitation à l'intérieur d'un agrégat (King & Ellison 2006; King 2007) ou le taux de rentrées dans l'agrégat et la durée des excursions hors agrégats (Wajnberg, communication personnelle).

Le mécanisme proximal étendu au problème inter-agrégat

Les effet intra- et inter- agrégat sur le temps de résidence ont été étudiés – mais jamais clairement distingués – à de nombreuses reprises chez les hyménoptères parasitoïdes (voir par exemple Outreman *et al.* 2005; Thiel & Hoffmeister 2006). L'information issue de l'expérience influence de manière importante la prise de décision de quitter l'agrégat. Or, bien que le mécanisme incrémental ou son antagoniste décrémental aient été soupçonnés chez de nombreuses espèces d'insectes, et maintenant observé chez les humains (Wajnberg 2006; Lefebvre *et al.* 2007, Louâpre *et al.* 2011), ces deux mécanismes intègrent uniquement l'information courante perçue dans l'agrégat, que ce soit le nombre de rencontres avec la ressource ou le temps passé à la

trouver. Nous remarquons que cette dualité d'effets n'est pas prise en compte d'un point de vu proximal, notamment dans le mécanisme de Waage. Les résultats obtenus chez les insectes parasitoïdes marquent une profonde différence avec ceux obtenus chez l'humain. En effet, chez ce dernier, l'application virtuelle ne permettait pas d'estimer la qualité *a priori* d'un agrégat par des indices quelconques issus de l'expérience et d'ajuster la motivation en conséquence. Cependant, le protocole permettrait aisément d'étendre l'étude du mécanisme proximal intra-agrégat à l'inter-agrégat afin de quantifier l'ajustement de la motivation en fonction de l'information récoltée dans l'environnement et d'approfondir le parallèle entre les deux modèles biologiques.

Il est probable que l'intégration de l'information issue de l'expérience dans le mécanisme motivationnel permette, en théorie, de mieux décrire la décision de quitter l'agrégat que ne le fait le mécanisme de Waage en l'état. Les paramètres du modèle décrivant la motivation initiale (ou le taux de démotivation, intrinsèquement indissociable du reste) et l'effet incrémental doivent être modulés par cette information passée (Figure VI-2). De manière intuitive, l'expérience passée permet d'avoir une connaissance sur la qualité moyenne des agrégats visités et sur leur variabilité. Ainsi, la qualité d'un agrégat ne devrait pas être évaluée de manière absolue mais relativement à la qualité moyenne des agrégats déjà visités. Dans ce cas, la motivation initiale et l'incrément motivationnel ne dépendent pas uniquement de l'information actuelle, mais aussi de l'expérience passée, donnant ainsi une information sur la variance de la richesse des agrégats. Cette dernière information est précieuse dans le cas de distributions très agrégatives, où la probabilité de trouver un agrégat très riche est faible mais non nulle, alors même que la moyenne est basse.

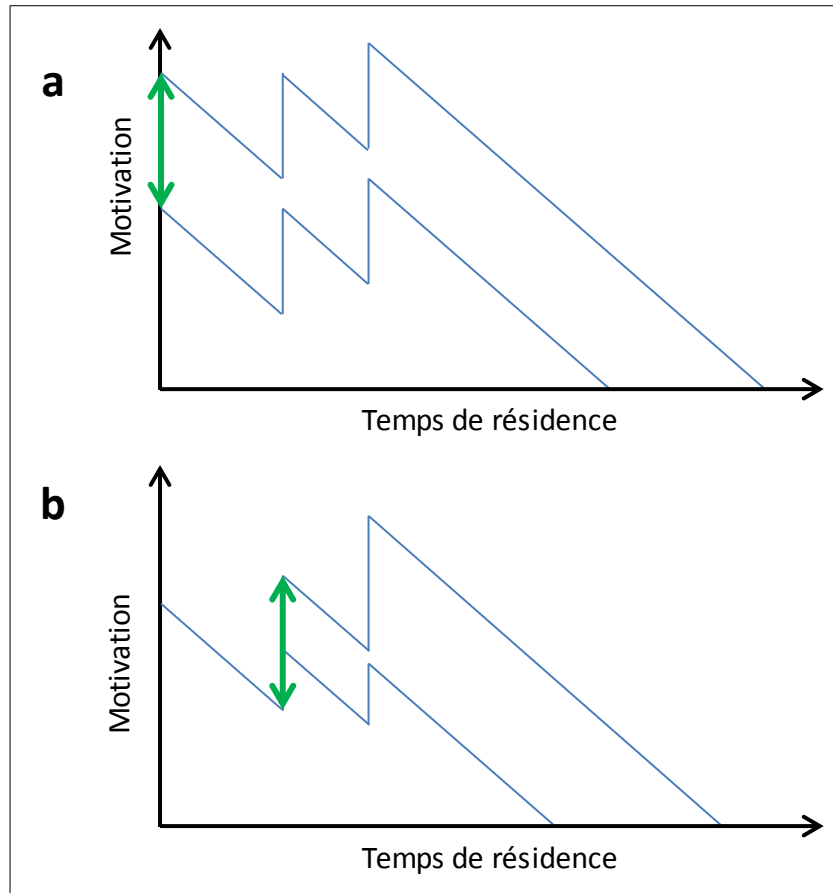


Figure VI-2. L'hypothèse du mécanisme motivationnel influencé par l'expérience (en vert). a: L'expérience influence la motivation initiale à rester dans l'agrégat. b: L'expérience influence la valeur de l'incrément motivationnel. Une troisième hypothèse non représentée ici est la modification du taux de démotivation.

Bien que nous n'ayons pas étudié le problème en ces termes, on sait qu'une telle situation promeut des comportements enclins au risque. La prise d'information inter-agrégat ne peut se réduire à la seule moyenne. Nous menons actuellement des travaux qui semblent montrer que la modulation des paramètres motivationnels par la mémoire des agrégats précédemment visités a une influence significative sur le gain obtenu mais dépend étroitement de la variabilité de l'environnement. Basé sur des variables mobiles (dont la valeur dépend de l'expérience accumulée), nous simulons un processus motivationnel intégrant la mémorisation de deux informations : la moyenne et la variance des agrégats précédemment visités. Certains théoriciens ont montré que les coûts et bénéfices de la rétention d'une information sont liés à la variabilité et à la

prédictibilité de l'environnement (McNamara & Houston 1985; Eliassen *et al.* 2007, 2009). Nous tentons d'établir un lien entre le mécanisme proximal de la décision de quitter un agrégat et la variabilité de l'environnement. Cependant, l'intégration de nouveaux paramètres comme un opérateur linéaire ou une fenêtre de mémoire rend d'autant plus difficile l'ajustement du modèle aux données réelles compte tenu de la non-estimabilité de l'ensemble des paramètres du modèle de Waage. D'un point de vue formel, Wajnberg *et al.* (2000) ont démontré que le mécanisme incrémental proposé par Waage (1979) permet de converger vers la règle de départ optimal du Théorème de la Valeur Marginal (Charnov 1976). Nous émettons l'hypothèse que la modulation de la motivation à rester dans l'agrégat en fonction de l'information acquise dans les agrégats précédemment visités permet de converger de manière plus réaliste vers le comportement optimal, lorsque l'information connue à l'émergence n'est pas fiable, ou que les conditions environnementales évoluent durant la vie de l'individu.

Les bases biologiques du mécanisme motivationnel

La mise à jour bayésienne a principalement été appliquée au problème intra-agrégat, permettant d'estimer la qualité résiduelle d'un agrégat en fonction de l'information perçue dans celui-ci (Iwasa *et al.* 1981). Ainsi, l'échantillonnage séquentiel de la ressource permet à l'individu d'obtenir une information suffisante pour déterminer le moment opportun du départ de l'agrégat. Dans ce contexte, Pierre *et al.* (2003) font remarquer que la mémoire des événements de ponte et du temps de résidence dans l'agrégat n'est pas nécessaire pour converger avec un processus bayésien. La fonction décroissante de la motivation permet la réalisation d'un tel processus sans mémoire. Puisque l'expérience passée est intégrée dans le processus décisionnel, nos résultats élargissent le paradigme de la mise à jour bayésienne chez les hyménoptères parasitoïdes à l'information perçue avant l'entrée dans l'agrégat. Nous avons démontré que l'information perçue dans l'agrégat précédent est stockée dans

une mémoire au moins à court terme et s'intègre au processus décisionnel dans l'agrégat suivant (**ARTICLE 2**). La mémoire des différents événements précédant l'entrée dans l'agrégat apparaît alors comme étant nécessaire à la réalisation du processus bayésien. L'information *a priori* sur la qualité de l'agrégat visité serait donc aussi mise à jour au fur et à mesure de l'expérience extra-agrégat de l'individu. Il nous reste à déterminer, au niveau extra-agrégat, l'équivalent de la statistique exhaustive définie par Iwasa *et al.* (1981) au niveau intra-agrégat.

Etant donné que la réponse de femelles parasitoïdes aux kairomones n'est pas constante mais dépend de l'expérience acquise, nous étudions actuellement les événements précédant l'arrivée dans l'agrégat qui influencent la décision de le quitter. L'effet de l'expérience est-il dû uniquement au fait d'avoir pondé dans les agrégats précédents (effet physiologique), à la mémorisation de la qualité des agrégats (pondération mémorielle), ou à la mise à jour de la fiabilité de l'information (correction séquentielle) ? Comme l'ont suggéré Hilker et McNeil (2008), il est probable que la valeur du message informatif (par exemple la qualité d'un agrégat perçue par le niveau de kairomones) soit mise à jour durant l'expérience du parasitoïde, ce qui modifierait la réponse aux kairomones à l'entrée dans l'agrégat, et orienterait la réflexion vers une correction séquentielle du message informatif.

La théorie évolutive de la motivation

Les processus cognitifs soupçonnés chez les insectes et observés chez l'humain sont en cohérence avec leurs conditions de vie présentes ou passées. La sélection naturelle a favorisé l'émergence et le maintien de processus décisionnels efficaces face aux contraintes environnementales. Au cours de l'évolution, le cerveau humain a par exemple développé des capacités de raisonnement permettant la réalisation d'heuristiques efficaces dans un but donné (Wilke & Todd 2010). Gigerenzer (2004) conçoit l'esprit humain comme une « boîte à outils adaptative » (*adaptive toolbox*), capable d'adopter des raisonnements multiples, efficaces dans des conditions données, sans aucune

considération exhaustive de l'approche optimale. Nous nous sommes intéressés au mécanisme motivationnel parce qu'il permet d'implémenter de manière réaliste un processus d'estimation bayésienne par n'importe quel organisme. La motivation serait donc un « guide naturel » de la valeur adaptative des organismes – variable sélectionnée de manière darwinienne – permettant d'approcher l'optimalité identifiée par l'approche bayésienne. Pour Glimcher (2003), les modèles mathématiques permettent de définir le but d'un comportement, et devraient alors servir de base aux études sur les fonctions cognitives des organismes. L'intégration de l'étude des mécanismes proximaux dans une perspective évolutive nous éclaire ainsi sur l'origine des processus pouvant être partagé par des systèmes cognitifs très différents. Cette approche, souhaitée notamment par Krebs et Davies (1997), Glimcher (2003), ou Hutchinson et Gigerenzer (2005b), prend tout son sens dans cette thèse.

L'un des constats majeurs établis par Valone (2006) concernant l'application de la mise à jour bayésienne chez les êtres vivants est le faible nombre de modèles biologiques chez lesquels cette approche a été appliquée. Tout en conservant l'approche proximale de la mise à jour bayésienne que nous avons suivi durant cette thèse, nous étendons actuellement l'application du modèle de Waage à des modèles biologiques nouveaux : les hyménoptères parasitoïdes mâles et les staphylins parasitoïdes. Les résultats d'une étude menée avec Joan van Baaren et Véronique Martel montrent que les parasitoïdes mâles *Asobara tabida* utilisent un mécanisme motivationnel semblable à celui proposé par Waage lorsqu'ils exploitent un agrégat de femelles : le temps de résidence d'un mâle dans un agrégat de femelles dépend à la fois de la concentration en phéromones sexuelles émises par les femelles et du nombre d'accouplements. Cela montre ainsi des similitudes dans le mécanisme proximal entre les deux sexes et tend à élargir les domaines d'application du mécanisme de Waage. Les staphylins parasitoïdes (du genre *Aleochara*) permettent quant à eux d'étudier le processus d'estimation de la qualité d'un agrégat sans un échantillonnage exhaustif de la ressource. En effet, chez ces parasitoïdes, les femelles déposent leurs œufs à distance de l'hôte, et ce sont les larves qui vont ensuite rechercher et parasiter

les hôtes. La motivation à exploiter l'agrégat dépend donc davantage de l'estimation *a priori* de sa qualité que d'une mise à jour par l'échantillonnage. Cette estimation apparaît alors comme un élément crucial pour le choix du site de ponte par la femelle et le temps passé à l'exploiter. La comparaison du traitement de l'information entre un hyménoptère parasitoïde et un staphylin parasitoïde que nous menons avec Anne-Marie Cortesero, Denis Poinot et Céline Josso nous permet ainsi de quantifier l'importance relative des différentes sources d'information (échantillonnage, perception de la qualité *a priori* de l'agrégat) dans l'élaboration du processus décisionnel.

Le paradigme de l'agrégat étendu à la ressource continue

La sortie du paradigme de l'agrégat et l'étude du traitement de l'information dans le cas où la ressource est distribuée de manière continue nous a permis d'étendre les concepts classiques de l'écologie comportementale aux plantes clonales. L'intérêt majeur d'utiliser les plantes clonale est la structuration en un réseau de points d'échantillonnage persistant (les ramets). Nous avons relevé des convergences entre le traitement de l'information chez des organismes fondamentalement différents dans leurs fonctionnements (**ARTICLE 4 et 5**). L'avancée majeure des deux derniers travaux présentés dans cette thèse est l'appréciation de la variabilité du processus spatial continu, jamais pris en compte en tant qu'information pertinente chez les organismes qui y sont confrontés. Nous avons en effet montré que la corrélation spatiale est une information clé de l'optimisation du comportement d'approvisionnement (**ARTICLE 4**). Le cas des plantes clonales nous a permis de mettre en évidence un comportement d'échantillonnage discret de la richesse locale, de la variabilité de la ressource ainsi qu'une réponse adaptée de la plante, cohérente par rapport aux prédictions de la règle optimale (**ARTICLE 5**).

La réponse à la variabilité du processus spatialisé requière pour la plante clonale un échange d'information entre les différents points d'échantillonnage

représentés par le réseau de ramets. Pour Trewavas (2006), un réseau qui contrôle et répond au flux d'information de manière dirigée peut être considéré comme doté d'une certaine forme d'intelligence. Pour Darwin déjà (1880), les plantes présentent des similitudes avec les organismes dotés d'un système nerveux dans leur réponse aux sollicitations extérieures (Baluška *et al.* 2009). De nombreux auteurs conçoivent les plantes comme étant des agents répondant de manière intelligente à l'information dont elles disposent (Brenner *et al.* 2006, 2007; Trewavas 2007; Baluška & Mancuso 2009). Dans le contexte de l'approvisionnement optimal des plantes clonales, la pondération de l'information sur les différents nœuds du réseau clonal pourrait permettre à la plante de percevoir et de répondre de manière adaptée à la variabilité de l'environnement. Nous avons de plus montré que l'expérience influence le comportement d'un ramet de manière cohérente avec le comportement optimal. Ce résultat semble aller dans le sens d'une intégration de l'information au niveau de la plante.

La règle optimale chez les plantes clonales identifie la longueur qu'un internœud doit avoir afin de maximiser le prélèvement de la ressource. Par souci de simplification, nous avons considéré le cas d'un variogramme isotrope, valable dans toutes les directions de l'espace. Dans ce cas, la richesse attendue à une certaine distance du ramet est indépendante de la direction de croissance du stolon. Afin de prendre en compte la réalité biologique et les distributions de ressource effectivement rencontrées par les plantes clonales, nous devons intégrer une information supplémentaire relatant la tendance du processus spatialisé dans certaines directions de l'espace. Si l'on considère que la plante est sensible à un gradient de ressource, la règle optimale doit aussi intégrer d'autres variables comportementales, comme le nombre de stolons supplémentaires et la direction de croissance.

Compte tenu de l'originalité de l'approche utilisée chez les plantes clonales, le comportement d'approvisionnement optimal tient compte d'une connaissance parfaite de la continuité spatiale du processus. Dans ce sens, la règle optimale

ressemble à celle proposée par Charnov (1976) compte tenu de l'omniscience supposée de l'agent. Nous n'avons pas encore intégré la mise à jour bayésienne de l'information dans le processus optimal. Cependant, l'établissement d'un variogramme caractéristique d'une distribution spatiale nécessite l'échantillonnage d'un grand nombre de paires de points dans l'espace. Il semble alors difficile pour la plante clonale de mettre à jour les paramètres du variogramme avec un faible nombre d'échantillons.

Notons que pour l'instant, rien ne semble pertinent pour jouer le rôle de la motivation chez les plantes clonales. On peut imaginer que des afflux d'hormones, telles que l'auxine dans les méristèmes adéquats, pourraient être des candidats à ce rôle. Les auteurs anglo-saxons désignent plus généralement les motivations animales sous le terme de « drives ». Une certaine unification des mondes animaux et végétaux pourrait ainsi se dessiner. Il apparaît donc évident que malgré les avancées sur la compréhension des mécanismes de décision, il reste nécessaire d'étendre l'étude à des modèles biologiques variés et de diversifier les approches afin de mieux distinguer les convergences entre processus décisionnels. La mise en évidence d'un mécanisme proximal chez un organisme particulier peut ainsi inspirer les études chez d'autres organismes, dans des situations similaires, en relevant les similitudes dans le traitement de l'information.

Références bibliographiques

- Agrawal, A.A. (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321-326.
- Albert, M., Belastegui-Macadam, X., Bleischwitz, M. & Kaldenhoff, R. (2008) *Cuscuta* spp: parasitic plants in the spotlight of plant physiology, economy and ecology'. *Progress in Botany*, **69**, 267.
- Alonso, J.C., Alonso, J.A., Bautista, L.M. & Munoz-Pulido, R. (1995) Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Animal Behaviour*, **49**, 1367-1379.
- Alpert, P. (1999) Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, **120**, 69-76.
- Alpert, P., Holzapfel, C. & Slominski, C. (2003) Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology*, **91**, 27-35.
- van Alphen, J.J.M. (1993) Patch residence time and encounters with parasitised hosts: a reaction. *Netherlands Journal of Zoology*, **43**, 340-349.
- van Alphen, J.J.M. & Bernstein, C. (2008) Information acquisition, information processing, and patch time allocation in insect parasitoids. *Behavioural ecology of insect parasitoids: From theoretical approaches to field applications* p. 172-192.
- van Alphen, J.J.M. & Drijver, R.A.B. (1981) Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae, Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. 1. Host stage selection with *Drosophila Melanogaster* as host species. *Netherlands Journal of Zoology*, **32**, 215-231.
- van Alphen, J.J.M. & Galis, F. (1983) Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larva parasitoid of *Drosophila*. *The Journal of Animal Ecology*, **52**, 937-952.
- van Alphen, J.J.M. & Janssen, A.R.M. (1982) Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. II Host species selection. *Netherlands Journal of Zoology*, **32**, 194-214.
- van Alphen, J.J.M., Bernstein, C. & Driessen, G. (2003) Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 81-87.
- Alpi, A., Amrhein, N., Bertl, A. *et al.* (2007) Plant neurobiology: no brain, no gain? *Trends in Plant Science*, **12**, 135-136.
- Antonovics, J. & Ellstrand, N.C. (1984) Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. I. A test of the frequency-dependent selection hypothesis. *Evolution*, **38**, 103-115.

- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1985) Optimal foraging in nonpatchy habitats. I. Bounded one-dimensional resource. *Mathematical Biosciences*, **76**, 127-145.
- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1987) Optimal foraging in nonpatchy habitats. 2: Unbounded one-dimensional habitat. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **47**, 800-821.
- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1988) Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *The American Naturalist*, **131**, 837-846.
- Aston-Jones, G. & Cohen, J.D. (2005) An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive gain and optimal performance. *Annual Review of Neuroscience*, **28**, 403-450.
- Aston-Jones, G., Rajkowski, J. & Kubiak, P. (1997) Conditioned responses of monkey locus coeruleus neurons anticipate acquisition of discriminative behavior in a vigilance task. *Neuroscience*, **80**, 697-715.
- Aston-Jones, G., Rajkowski, J., Kubiak, P. & Alexinsky, T. (1994) Locus coeruleus neurons in monkey are selectively activated by attended cues in a vigilance task. *J. Neurosci.*, **14**, 4467-4480.
- van Baaren, J., Boivin, G. & Outreman, Y. (2005) Patch exploitation strategy by an egg parasitoid in constant or variable environment. *Ecological Entomology*, **30**, 502-509.
- van Baaren, J., Outreman, Y. & Boivin, G. (2005) Effect of low temperature exposure on oviposition behaviour and patch exploitation strategy in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, **70**, 153-163
- Bacon, I., Hurly, T.A. & Healy, S.D. (2011) Hummingbirds choose not to rely on good taste: information use during foraging. *Behavioral Ecology*, **22**, 471 -477.
- Badre, N.H., Martin, M.E. & Cooper, R.L. (2005) The physiological and behavioral effects of carbon dioxide on *Drosophila melanogaster* larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **140**, 363-376.
- Baluška, F. & Mancuso, S. (2009) Plant neurobiology. , **4**, 475-476.
- Baluška, F., Mancuso, S., Volkmann, D. & Barlow, P.W. (2009) The ‘root-brain’hypothesis of Charles and Francis Darwin. *Plant Signaling & Behavior*, **4**, 1121–1127.
- Barlow, P.W. (2008) Reflections on « plant neurobiology ». *Biosystems*, **92**, 132-147.
- Barron, A.B. (2000) Anaesthetising *Drosophila* for behavioural studies. *Journal of Insect Physiology*, **46**, 439-442.

- Barron, A.B. (2009) Learned host preferences. *Phenotypic plasticity of Insects: Mechanisms and consequences* p. 894. D.W. Whitman and T.N., Plymouth.
- Bartelt, R.J., Schaner, A.M. & Jackson, L.L. (1985) cis-Vaccenyl acetate as an aggregation pheromone in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology*, **11**, 1747-1756.
- Bazzaz, F.A. (1996) *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge Univ Pr.
- Beck, J.M., Ma, W.J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A.K., Roitman, J., Shadlen, M.N., Latham, P.E. & Pouget, A. (2008) Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, **60**, 1142-1152.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1990) *Ecology: individuals, populations, and communities*. Wiley-Blackwell, New York.
- Begossi, A. (1992) The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies - a case from Sepetiba Bay (Rio-De-Janeiro State, Brazil). *Human Ecology*, **20**, 463-475.
- Bell, A. (1984) Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. *Perspectives on Plant Population Ecology* p. 31-47. Sinauer Associates Inc.
- Benhamou, S. (1993) L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Revue d'écologie*, **48**, 175-198.
- Berns, G.S., McClure, S.M., Pagnoni, G. & Montague, P.R. (2001) Predictability modulates human brain response to reward. *J. Neurosci.*, **21**, 2793-2798.
- Biernaskie, J.M. & Gegear, R.J. (2007) Habitat assessment ability of bumblebees implies frequency-dependent selection on floral rewards and display size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2595-2601.
- Biernaskie, J.M., Walker, S.C. & Gegear, R.J. (2009) Bumblebees learn to forage like Bayesians. *The American Naturalist*, **174**, 413-423.
- Birch, C.P.D. & Hutchings, M.J. (1994) Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **82**, 653-664.
- Blumstein, D.T. & Bouskila, A. (1996) Assessment and decision making in animals: a mechanistic model underlying behavioral flexibility can prevent ambiguity. *Oikos*, **77**, 569.
- Boivin, G., Fauvergue, X. & Wajnberg, E. (2004) Optimal patch residence time in egg parasitoids: innate versus learned estimate of patch quality. *Oecologia*, **138**, 640-647.
- Bonnie, K.E. & Earley, R.L. (2007) Expanding the scope for social information use. *Animal Behaviour*, **74**, 171-181.

- Bray, R.H. (1954) A nutrient mobility concept of soil-plant relationships. *Soil Science*, **78**, 9-22.
- Breed, M.D. (1981) Individual recognition and learning of queen odors by worker honeybees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **78**, 2635 -2637.
- Brenner, E.D., Stahlberg, R., Mancuso, S., Baluska, F. & Van Volkenburgh, E. (2007) Response to Alpi *et al.*: Plant neurobiology: the gain is more than the name. *Trends in Plant Science*, **12**, 285-286.
- Brenner, E.D., Stahlberg, R., Mancuso, S., Vivanco, J., Baluska, F. & Van Volkenburgh, E. (2006) Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. *Trends in Plant Science*, **11**, 413-419.
- Brown, J.S. (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 37-47.
- Burger, O., Hamilton, M.J. & Walker, R. (2005) The prey as patch model: optimal handling of resources with diminishing returns. *Journal of Archaeological Science*, **32**, 1147-1158.
- Burnett, C. & Blaschke, T. (2003) A multi-scale segmentation/object relationship modelling methodology for landscape analysis. *Ecological Modelling*, **168**, 233-249.
- Cain, M.L. (1994) Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*, **75**, 933-944.
- Cain, M.L., Dudle, D.A. & Evans, J.P. (1996) Spatial models of foraging in clonal plant species. *American Journal of Botany*, **83**, 76-85.
- Caraco, T. (1981) Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8**, 213-217.
- Carton, Y., Bouletreau, M., Alphen, J.J.M. & Lenteren, J.C. (1986) The *Drosophila* parasitic wasps. *The genetics and biology of Drosophila* p. 348-394. London.
- Casas, J., Nisbet, R.M., Swarbrick, S. & Murdoch, W.W. (2000) Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 185-193.
- Charnov, E. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, **9**, 129-136.
- Chazdon, R.L., Williams, K. & Field, C.B. (1988) Interactions between crown structure and light environment in five rain forest piper species. *American Journal of Botany*, **75**, 1459-1471.
- Clark, D.A. (1980) Age- and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. *Journal of Animal Ecology*, **49**, 549-563.

- Cohen, J.D., McClure, S.M. & Yu, A.J. (2007) Should I stay or should I go? How the human brain manages the trade-off between exploitation and exploration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **362**, 933-942.
- Collett, D. (1994) *Modelling survival data in medical research*. Chapman and Hall, London.
- Corallo, G., Sackur, J., Dehaene, S. & Sigman, M. (2008) Limits on introspection. *Psychological Science*, **19**, 1110–1117.
- Cox, D.R. (1972) Regression models and life tables. *Biometrics*, **38**, 67-77.
- Cox, D.R. (1975) Partial likelihood. *Biometrika*, **62**, 269-276.
- Craig, A.D. (2003) Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Current opinion in Neurobiology*, **13**, 500–505.
- Dall, S.R.X. & Cuthill, I.C. (1997) The information costs of generalism. *Oikos*, **80**, 197-202.
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J.M. & Stephens, D.W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 187-193.
- Dall, S.R.X., Schmidt, K.A. & van Gils, J.A. (2010) Biological information in an ecological context. *Oikos*, **119**, 201-202.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cezilly, F.C. (2008) *Behavioural ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Wagner, R. (2008) An information-driven approach to behaviour. *Behavioral Ecology* p. 97-130. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J. & Wagner, R.H. (2004) Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, **305**, 487-491.
- Darwin, C. (1871) *The descent of man*. London.
- Darwin, C. (1880) *The Power of movement in plants*. John Murray, London.
- Daw, N.D., O'Doherty, J.P., Dayan, P., Seymour, B. & Dolan, R.J. (2006) Cortical substrates for exploratory decisions in humans. *Nature*, **441**, 876-879.
- Dehaene, S. (2003) The neural basis of the Weber-Fechner law: a logarithmic mental number. *Trends in Cognitive Sciences*, **7**, 145-147.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. (1988) Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology*, **2**, 131-139.

- Dill, L.M. (1987) Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 803-811.
- Donaldson-Matasci, M.C., Bergstrom, C.T. & Lachmann, M. (2010) The fitness value of information. *Oikos*, **119**, 219-230.
- Dong, M. (1993) Morphological plasticity of the clonal herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polatschek in response to partial shading. *New Phytologist*, **124**, 291-300.
- Dong, M. & Kroon, H. de. (1994) Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, **70**, 99-106.
- Dorman, C. & Gaudiano, P. (1995) Motivation. *Handbook of brain theory and neural networks* p. 591-594. MIT Press, Cambridge, MA.
- Doumbia, M., Hemptinne, J.-L. & Dixon, A.F.G. (1998) Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks. *Oecologia*, **113**, 197-202.
- Doust, L.L. (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **69**, 743-755.
- Doya, K. (2007) *Bayesian brain: Probabilistic approaches to neural coding*. The MIT Press.
- Driessen, G. & Bernstein, C. (1999) Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 445-459.
- Driessen, G. & Hemerik, L. (1992) The time and egg budget of *Leptopilina clavipes*, a parasitoid of larval *Drosophila*. *Ecological Entomology*, **17**, 17-27.
- Driessen, G., Bernstein, C., Alphen, J.J.M.V. & Kacelnik, A. (1995) A count-down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 117-125.
- Dukas, R. (1999) Costs of memory: ideas and predictions. *Journal of Theoretical Biology*, **197**, 41-50.
- Dukas, R. (2004) Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 347-374.
- Dukas, R. (2008) Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, **53**, 145-160.
- Dunlap, A.S., McLinn, C.M., MacCormick, H.A., Scott, M.E. & Kerr, B. (2009) Why some memories do not last a lifetime: dynamic long-term retrieval in changing environments. *Behavioral Ecology*, **20**, 1096 - 1105.

- Dunstone, N. & O'Connor, R.J. (1979) Optimal foraging in an amphibious mammal. I. The aqualung effect. *Animal Behaviour*, **27**, 1182-1194.
- Eijs, I.E.M., Ellers, J. & Van Duinen, G. (1998) Feeding strategies in drosophilid parasitoids: the impact of natural food resources on energy reserves in females. *Ecological Entomology*, **23**, 133-138.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J. (2007) Exploration or exploitation: life expectancy changes the value of learning in foraging strategies. *Oikos*, **116**, 513-523.
- Eliassen, S., Jørgensen, C., Mangel, M. & Giske, J. (2009) Quantifying the adaptive value of learning in foraging behavior. *The American Naturalist*, **174**, 478-489.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V. & Werner, W. (1992) Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa.
- Ellers, J. & van Alphen, J.J.M. (1997) Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, **10**, 771-785.
- Ellers, J., Bax, M. & van Alphen, J.J.M. (2001) Seasonal changes in female size and its relation to reproduction in the parasitoid *Asobara tabida*. *Oikos*, **92**, 309-314.
- Emlen, J.M. (1966) The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, **100**, 611.
- Engelbert, M. & Carruthers, P. (2010) Introspection. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, **1**, 245-253.
- Eriksson, O. (1986a) Survivorship, reproduction and dynamics of ramets of *Potentilla anserina* on a Baltic seashore meadow. *Plant Ecology*, **67**, 17-25.
- Eriksson, O. (1986b) Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. *Oikos*, 82-87.
- Eriksson, O. (1988a) Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *The Journal of Ecology*, 522-536.
- Eriksson, O. (1988b) Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla Anserina*. *Journal of Ecology*, **76**, 522-536.
- Evans, J.P. & Cain, M.L. (1995) A spatially explicit test of foraging behavior in a clonal plant. *Ecology*, **76**, 1147-1155.
- Farina, A. (2006) *Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape*. Kluwer Academic Pub.
- Focardi, S., Marcellini, P. & Montanaro, P. (1996) Do ungulates exhibit a food density threshold? A field study of optimal foraging and movement patterns. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 606-620.

- Forman, R.T.T. (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, **10**, 133-142.
- Galis, F. & van Alphen, J.J.M. (1981) Patch time allocation and search intensity of *Asobara tabida* nees (Braconidea), a larval parasitoid of *Drosophila*. *Netherlands Journal of Zoology*, **31**, 596-611.
- Gibb, J.A. (1962) Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images. *Ibis*, **104**, 106-111.
- Gigerenzer, G. (2004) Fast and frugal heuristics: The tools of bounded rationality. *Blackwell handbook of judgment and decision making* p. 62–88. Koehler, D., Harvey, N. (Eds), Oxford, UK.
- van Gils, J.A. (2010) State-dependent Bayesian foraging on spatially autocorrelated food distributions. *Oikos*, **119**, 237-244.
- van Gils, J.A., Schenk, I.W., Bos, O. & Piersma, T. (2003) Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *American Naturalist*, **161**, 777-793.
- Giraldeau, L.-A. (2008) Solitary foraging strategies. *Behavioral Ecology* p. 234-255. Oxford University Press, Oxford.
- Gleeson, S.K. & Fry, J.E. (1997) Root proliferation and marginal patch value. *Oikos*, **79**, 387-393.
- Glimcher, P.W. (2003) *Decisions, uncertainty, and the brain: the science of neuroeconomics*. The MIT Press, Cambridge.
- Godfray, H.C.J. (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton Univ Pr, New Jersey.
- Gómez, S. & Stuefer, J. (2006) Members only: induced systemic resistance to herbivory in a clonal plant network. *Oecologia*, **147**, 461-468.
- Gómez, S., Onoda, Y., Ossipov, V. & Stuefer, J.F. (2008) Systemic induced resistance: a risk-spreading strategy in clonal plant networks? *New Phytologist*, **179**, 1142–1153.
- Goodale, E., Beauchamp, G., Magrath, R.D., Nieh, J.C. & Ruxton, G.D. (2010) Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 354-361.
- Gould, J.P. (1974) Risk, stochastic preference, and the value of information. *Journal of Economic Theory*, **8**, 64-84.
- Green, R.F. (1980) Bayesian birds - a simple example of Oaten stochastic-model of optimal foraging. *Theoretical Population Biology*, **18**, 244-256.
- Green, R.F. (1984) Stopping rules for optimal foragers. *American Naturalist*, **123**, 30–43.

- Green, R.F. (1988) *Optimal foraging for patchily distributed prey: random search*. Department of Mathematics and Statistics, University of Minnesota, Duluth.
- Green, R.F. (2006) A simpler, more general method of finding the optimal foraging strategy for Bayesian birds. *Oikos*, **112**, 274-284.
- Gross, K.L., Pregitzer, K.S. & Burton, A.J. (1995) Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology*, **83**, 357-367.
- Guay, F., Vallerand, R.J. & Blanchard, C. (2000) On the assessment of situational intrinsic and extrinsic motivation: the situational motivation scale (SIMS). *Motivation and Emotion*, **24**, 175-213.
- Haldane, J. (1932) *The causes of evolution*. Longmans, Green & Co. and New York: Harper's.
- Hantula, D.A. (2010) The behavioral ecology of human foraging in an online environment: of omnivores, informavores, and hunter-gatherers. *Evolutionary Psychology and Information Systems Research* (éd N. Kock), p. 85-99. Springer US, Boston, MA.
- Hastie, T.H. (2011) gam: Generalized Additive Models. R package version 1.04. <http://CRAN.R-project.org/package=gam>.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall/CRC.
- Herbert, S. (1991) Bounded rationality and organizational learning. *Organization Science*, **2**, 125-134.
- Hilker, M. & McNeil, J. (2008) Chemical and behavioral ecology in insect parasitoids: how to behave optimally in a complex odorous environment. *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids: From Theoretical Approaches to Field Applications*, 92-112.
- Hoedjes, K.M., Kruidhof, H.M., Huigens, M.E., Dicke, M., Vet, L.E.M. & Smid, H.M. (2011) Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid wasps: opportunities for converging ecology and neuroscience. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 889-897.
- Holmgren, N.M.A. & Olsson, O. (2000) A three-neuron model of information processing during Bayesian foraging. *Artificial Neural Networks in Medicine and Biology*, 265-270.
- Houston, A.I., McNamara, J.M. & Hutchinson, J.M.C. (1993) General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **341**, 375 -397.
- Hubbard, S.F. & Cook, R.M. (1978) Optimal foraging by parasitoid wasps. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 593-604.

- Huber, H. (1996) Plasticity of internodes and petioles in prostrate and erect *Potentilla* species. *Functional Ecology*, 401–409.
- Huber, H., Lukács, S. & Watson, M.A. (1999) Spatial structure of stoloniferous herbs: an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecology*, **141**, 107–115.
- Hull, C.L. (1943) *Principles of behavior*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Hunte, W., Myers, R.A. & Doyle, R.W. (1985) Bayesian mating decisions in an amphipod, *Gammarus lawrencianus* Bousfield. *Animal Behaviour*, **33**, 366–372.
- Hutchings, M.J. (1988) Differential foraging for resources, and structural plasticity in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 200–204.
- Hutchings, M. (1999) Clonal plants as cooperative systems: Benefits in heterogeneous environments. *Plant Species Biology*, **14**, 1–10.
- Hutchings, M.J. & Kroon, H. de. (1994) Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, Vol 25, **25**, 159–238.
- Hutchinson, J.M.C. & Gigerenzer, G. (2005a) Connecting behavioural biologists and psychologists: Clarifying distinctions and suggestions for further work. *Behavioural Processes*, **69**, 159–163.
- Hutchinson, J.M.C. & Gigerenzer, G. (2005b) Simple heuristics and rules of thumb: Where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behavioural Processes*, **69**, 97–124.
- Hutchinson, J.M.C., Wilke, A. & Todd, P.M. (2008) Patch leaving in humans: can a generalist adapt its rules to dispersal of items across patches? *Animal Behaviour*, **75**, 1331–1349.
- Ikegami, M., Whigham, D.F. & Werger, M.J.A. (2007) Responses of rhizome length and ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray. *Plant Ecology*, **189**, 247–259.
- Illius, A.W. & Fryxell, J.M. (2002) Methodological problems with estimating patch depression during resource depletion. *Oikos*, **98**, 558–559.
- Iwasa, Y., Higashi, M. & Yamamura, N. (1981) Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*, **117**, 710–723.
- Jackson, R.B. & Caldwell, M.M. (1993) Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology*, **81**, 683–692.
- Janssen, A., Driessen, G., De Haan, M. & Roodbol, N. (1987) The impact of parasitoids on natural populations of temperate woodland *Drosophila*. *Netherlands journal of zoology*, **38**, 61–73.

- Jiang, Z. & Hudson, R.J. (1993) Optimal grazing of wapiti (*Cervus elaphus*) on grassland: Patch and feeding station departure rules. *Evolutionary Ecology*, **7**, 488-498.
- Jones, E.I. (2010) Optimal foraging when predation risk increases with patch resources: an analysis of pollinators and ambush predators. *Oikos*, **119**, 835-840.
- Jones, E.I. & Dornhaus, A. (2011) Predation risk makes bees reject rewarding flowers and reduce foraging activity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Kacelnik, A. (2006) Meanings of rationality. *Rational animals?* p. 87-106. Hurley S. and Nudds M., New York.
- Kacelnik, A. & Todd, I.A. (1992) Psychological mechanisms and the Marginal Value Theorem: effect of variability in travel time on patch exploitation. *Animal Behaviour*, **43**, 313-322.
- Karban, R. (2008) Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, **11**, 727-739.
- Kawecki, T.J. (2010) Evolutionary ecology of learning: insights from fruit flies. *Population Ecology*, **52**, 15-25.
- Kelly, C.K. (1990) Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology*, **71**, 1916-1925.
- Kelly, C.K. (1992) Resource choice in *Cuscuta europaea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **89**, 12194 -12197.
- Kerr, B. & Feldman, M.W. (2003) Carving the Cognitive Niche: Optimal learning strategies in homogeneous and heterogeneous environments. *Journal of Theoretical Biology*, **220**, 169-188.
- King, B.H. (2007) The effect of exposure to conspecifics on restlessness in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Can. Entomol.*, **139**, 678-684.
- King, B.H. & Ellison, J.H. (2006) Resource quality affects restlessness in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **118**, 71-76.
- Klaassen, R.H.G., Nolet, B.A. & van Leeuwen, C.H.A. (2007) Prior knowledge about spatial pattern affects patch assessment rather than movement between patches in tactile-feeding mallard. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 20-29.
- Koch, A.M., Binder, C. & Sanders, I.R. (2004) Does the generalist parasitic plant *Cuscuta campestris* selectively forage in heterogeneous plant communities? *New Phytologist*, **162**, 147-155.
- Kohler, I., Meier, R., Busato, A., Neiger-Aeschbacher, G. & Schatzmann, U. (1999) Is carbon dioxide (CO₂) a useful short acting anaesthetic for small laboratory animals? *Lab Anim*, **33**, 155-161.

- Koops, M.A. (2004) Reliability and the value of information. *Animal Behaviour*, **67**, 103-111.
- Körding, K. (2007) Decision Theory: What « should » the nervous system do? *Science*, **318**, 606 -610.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253-260.
- Kraaijeveld, A.R., Nowee, B. & Najem, R.W. (1995) Adaptive variation in host-selection behaviour of *Asobara tabida*, a parasitoid of drosophila larvae. *Functional Ecology*, **9**, 113-118.
- Krebs, J.R. (1973) Behavioral aspects of predation. *Perspectives in ethology* p. 73–111. P.P.G. Bateson & P.H. Kopfer (Eds), New York: Plenum.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1997) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Krebs, J., Ryan, J. & Charnov, E. (1974) Hunting by expectation or optimal foraging: A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, **22**, 953-964.
- Kroon, H., Stuefer, J.F., Dong, M. & During, H.J. (1994) On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobotanica*, **29**, 123–138.
- Kroon, H. de, Visser, E.J.W., Huber, H., Mommer, L. & Hutchings, M.J. (2009) A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 704-712.
- Kroons, H. de & Hutchings, M.J. (1995) Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, **83**, 143-152.
- Kurland, J.A. & Beckerman, S.J. (1985) Optimal foraging and Hominid evolution - labor and reciprocity. *American Anthropologist*, **87**, 73-93.
- Laca, E.A., Distel, R.A., Griggs, T.C., Deo, G.P. & Demment, M.W. (1993) Field test of optimal foraging with cattle: the marginal value theorem successfully predicts patch selection and utilization. *Proc. XVII Int. Grassland Congr.* p. 709–710. New Zealand and Queensland.
- Lefebvre, D., Pierre, J., Outreman, Y. & Pierre, J.-S. (2007) Patch departure rules in Bumblebees: evidence of a decremental motivational mechanism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1707-1715.
- Lessells, C.M. & Stephens, D.W. (1983) Central place foraging: Single-prey loaders again. *Animal Behaviour*, **31**, 238-243.
- Li, L. & Wang, G. (2006) The ideal free distribution of clonal plant's ramets among patches in a heterogeneous environment. *Bulletin of mathematical biology*, **68**, 1837-1850.

- Lima, S.L. (1984) Downy woodpecker foraging behavior: Efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, **65**, 166-174.
- Lima, S.L. (1985) Sampling behavior of starlings foraging in simple patchy environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **16**, 135-142.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619-640.
- Lizé, A., Clément, J., Cortesero, A.M. & Poinso, D. (2009) Kin recognition loss following anesthesia in beetle larvae (*Aleochara bilineata*, Coleoptera, Staphylinidae). *Animal cognition*.
- Lof, M., Etienne, R., Powell, J., de Gee, M. & Hemerik, L. (2008) The effect of chemical information on the spatial distribution of fruit flies: I model results. *Bulletin of Mathematical Biology*, **70**, 1827-1849.
- Louâpre, P., van Alphen, J.J.M. & Pierre, J.-S. (2010) Humans and insects decide in similar ways. *PLoS ONE*, **5**, e14251.
- Louâpre, P., van Baaren, J., Pierre, J.-S. & van Alphen, J.J.M. (2011) Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps. *Behavioral Ecology*.
- Lovell, K.L. & Eisenstein, E.M. (1973) Dark avoidance learning and memory disruption by carbon dioxide in cockroaches. *Physiology & Behavior*, **10**, 835-840.
- Lucchetta, P., Desouhant, E., Wajnberg, E. & Bernstein, C. (2007) Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1409-1418.
- Luttbeg, B. (1996) A Comparative Bayes tactic for mate assessment and choice. *Behavioral Ecology*, **7**, 451 -460.
- Luttbeg, B. & Warner, R.R. (1999) Reproductive decision-making by female peacock wrasses: flexible versus fixed behavioral rules in variable environments. *Behavioral Ecology*, **10**, 666-674.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**, 603.
- Macdonald, S.E. & Lieffers, V.J. (1993) Rhizome plasticity and clonal foraging of *Calamagrostis canadensis* in response to habitat heterogeneity. *Journal of Ecology*, 769-776.
- Macek, P. & Lepš, J. (2003) The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L. *Plant Ecology*, **168**, 31-43.
- Macek, P. & Lepš, J. (2008) Environmental correlates of growth traits of the stoloniferous plant *Potentilla palustris*. *Evolutionary Ecology*, **22**, 419-435.

- Magyar, G., Kun, Á., Oborny, B. & Stuefer, J.F. (2007) Importance of plasticity and decision-making strategies for plant resource acquisition in spatio-temporally variable environments. *New phytologist*, **174**, 182-193.
- Mangel, M. (1990) Dynamic information in uncertain and changing worlds. *Journal of Theoretical Biology*, **146**, 317-332.
- Mangel, M. & Clark, C.W. (1986) Towards a unified foraging theory. *Ecology*, **67**, 1127-1138.
- Margulies, C., Tully, T. & Dubnau, J. (2005) Deconstructing memory in *Drosophila*. *Current Biology*, **15**, R700-R713.
- Marschner, H. (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Pr, London.
- Martel, V., Wajnberg, E. & Boivin, G. (2008) Patch time allocation in male parasitoids. *Ecological Entomology*, **33**, 608-613.
- McClelland, D.C., Koestner, R. & Weinberger, J. (1989) How do self-attributed and implicit motives differ? *Psychological Review*, **96**, 690-702.
- McNair, J.N. (1982) Optimal giving-up times and the Marginal Value Theorem. *The American Naturalist*, **119**, 511-529.
- McNamara, J. (1982) Optimal patch use in a stochastic environment. *Theoretical Population Biology*, **21**, 269-288.
- McNamara, J.M. (1985) An optimal sequential policy for controlling a markov renewal process. *Journal of Applied Probability*, **22**, 324-335.
- McNamara, J.M. & Dall, S.R.X. (2010) Information is a fitness enhancing resource. *Oikos*, **119**, 231-236.
- McNamara, J. & Houston, A. (1980) The application of statistical decision theory to animal behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, **85**, 673-690.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1985) Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, **117**, 231-249.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1986) The common currency for behavioral decisions. *The American Naturalist*, **127**, 358-378.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1987) Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, **125**, 385-395.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1990) The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*, **38**, 37-61.
- McNamara, J.M., Green, R.F. & Olsson, O. (2006) Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *Oikos*, **112**, 243-251.
- McNickle, G. & Cahill, J. (2009) Plant root growth and the marginal value theorem. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **106**, 4747-4751.

- McNickle, G.G., St. Clair, C.C. & Cahill Jr, J.F. (2009) Focusing the metaphor: plant root foraging behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 419-426.
- Melton, A.W. (1952) Motivation and learning. *Encyclopedia of educational research* p. 668-690. Macmillan, New York.
- Menzel, R. (1999) Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **185**, 323-340.
- Menzel, R. & Muller, U. (1996) Learning and memory in honeybees: from behavior to neural substrates. *Annual review of neuroscience*, **19**, 379-404.
- Mery, F. & Burns, J.G. (2010) Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, **24**, 571-583.
- Metcalfe, D. & Barlow, K.R. (1992) A model for exploring the optimal trade-off between field processing and transport. *American Anthropologist*, **94**, 340-356.
- Morita, K. (2009) Dynamical foundations of the neural circuit for Bayesian decision making. *J Neurophysiol*, 00239.2009.
- Muratori, F., Boivin, G. & Hance, T. (2008) The impact of patch encounter rate on patch residence time of female parasitoids increases with patch quality. *Ecological Entomology*, **33**, 422-427.
- Nicolas, G. & Sillans, D. (1989) Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, **34**, 97-116.
- Nieder, A. & Miller, E.K. (2003) Coding of cognitive magnitude: compressed scaling of numerical information in the primate prefrontal cortex. *Neuron*, **37**, 149-157.
- Nisbett, R.E. & Wilson, T.D. (1977) Telling more than we can know: Verbal reports on mental processes. *Psychological Review*, **84**, 231-259.
- Nonacs, P. (2001) State dependent behavior and the Marginal Value Theorem. *Behavioral Ecology*, **12**, 71-83.
- Noordwijk, A.J. van & Jong, G. de. (1986) Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, **128**, 137-142.
- Oaten, A. (1977) Optimal foraging in patches - case for stochasticity. *Theoretical Population Biology*, **12**, 263-285.
- Oborny, B. (1991) Criticisms on optimal foraging in plants: a review. *Abstracta Botanica*, **15**, 67-76.
- Oborny, B. (1994) Growth rules in clonal plants and environmental predictability- a simulation study. *Journal of Ecology*, 341-351.

- Oborny, B. (2003) External and internal control in plant development. Adaptive plasticity in plants. *Journal of Systems Science and Complexity*, **16**, 22-28.
- Oborny, B. & Cain, M. (1997) Models of spatial spread and foraging in clonal plants. *The ecology and evolution of clonal plants* p. 155-183. Backhuys Publishers.
- Oborny, B., Czárán, T. & Kun, Á. (2001) Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modelling*, **141**, 151-169.
- Olsson, O. (2006) Bayesian foraging with only two patch types. *Oikos*, **112**, 285-297.
- Olsson, O. & Brown, J.S. (2006) The foraging benefits of information and the penalty of ignorance. *Oikos*, **112**, 260-273.
- Olsson, O. & Brown, J.S. (2010) Smart, smarter, smartest: foraging information states and coexistence. *Oikos*, **119**, 292-303.
- Olsson, O. & Holmgren, N.M.A. (1998) The survival-rate-maximizing policy for Bayesian foragers: wait for good news. *Behav. Ecol.*, **9**, 345-353.
- Olsson, O. & Holmgren, N.M.A. (2000) Optimal Bayesian foraging policies and prey population dynamics - Some comments on Rodriguez-Girones and Vasquez. *Theor. Popul. Biol.*, **57**, 369-375.
- Olsson, O., Wiklander, U., Holmgren, N.M.A. & Nilsson, S.G. (1999) Gaining ecological information about bayesian foragers through their behaviour. II. A field test with woodpeckers. *Oikos*, **87**, 264-276.
- Outreman, Y. (2000) Capacité discriminatoire et exploitation des colonies d'hôtes chez un parasitoïde solitaire. Ecologie comportementale et modélisation. Thèse. Université de Rennes 1.
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E. & Pierre, J.S. (2001) Can imperfect host discrimination explain partial patch exploitation in parasitoids? *Ecological Entomology*, **26**, 271-280.
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E. & Pierre, J.-S. (2005) Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**, 208-217.
- Overington, I. & Greenway, P. (1987) Practical first-difference edge detection with subpixel accuracy. *Image and Vision Computing*, **5**, 217-224.
- Pan, J.J. & Price, J.S. (2001) Fitness and evolution in clonal plants: the impact of clonal growth. *Evolutionary Ecology*, **15**, 583-600.
- Parker, G.A. (1992) Marginal Value Theorem with exploitation time costs: diet, sperm reserves, and optimal copula duration in dung flies. *The American Naturalist*, **139**, 1237-1256.

- Parker, G.A. & Thompson, E.A. (1980) Dung fly struggles: A test of the war of attrition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 37-44.
- Pearl, J. (1984) Heuristics: intelligent search strategies for computer problem solving.
- Persons, M.H. & Uetz, G.W. (1996) The influence of sensory information on patch residence time in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, **51**, 1285–1293.
- Pielou, E.C. (1969) *An introduction to mathematical ecology*. New York.
- Pierce, G.J. & Ollason, J.G. (1987) Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, **49**, 111-117.
- Pierre, J.S. (2011) Neuroeconomics in parasitoids: computing accurately with a minute brain. *Oikos*, **120**, 77-83.
- Pierre, J.S. & Green, R.F. (2008) A Bayesian approach to optimal foraging in parasitoids. *Behavioral ecology of insect parasitoids*. Blackwell, Oxford, 357–383.
- Pierre, J.S., van Baaren, J. & Boivin, G. (2003) Patch leaving decision rules in parasitoids: do they use sequential decisional sampling? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, 147-155.
- Pirolli, P. (2005) Rational analyses of information foraging on the web. *Cognitive Science*, **29**, 343-373.
- Pirolli, P. & Card, S. (1995) Information foraging in information access environments. *Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems CHI '95*. p. 51–58. ACM Press/Addison-Wesley Publishing Co., Denver, Colorado, United States.
- Polya, G. (1954) *Induction and analogy in mathematics*. Princeton University Press.
- Pyke, G.H. (1978) Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *American Zoologist*, **18**, 739 -752.
- Pyke, G.H. (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 523-575.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, **52**, 137-154.
- Raine, N.E. & Chittka, L. (2007) The adaptive significance of sensory bias in a foraging context: floral colour preferences in the bumblebee *Bombus terrestris* (S Rands, Éd.). *PLoS ONE*, **2**, e556.
- Rangel, A., Camerer, C. & Montague, P.R. (2008) A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nat Rev Neurosci*, **9**, 545-556.

- Real, L. (1991) Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. *Science*, **253**, 980-986.
- Real, L.A. (1992) Information processing and the evolutionary ecology of cognitive architecture. *The American Naturalist*, **140**, 108-145.
- Real, L. & Caraco, T. (1986) Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 371-390.
- Rieskamp, J., Bussemeyer, J.R. & Mellers, B.A. (2006) Extending the bounds of rationality: evidence and theories of preferential choice. *Journal of Economic Literature*, **44**, 631-661.
- Robson, A.J. & Kaplan, H.S. (2003) The evolution of human life expectancy and intelligence in hunter-gatherer economies. *Am. Econ. Rev.*, **93**, 150-169.
- Rodriguez-Girones, M.A. & Vasquez, R.A. (1997) Density-dependent patch exploitation and acquisition of environmental information. *Theoretical Population Biology*, **52**, 32-42.
- Rolff, J. & Kraaijeveld, A.R. (2008) Host preference and survival in selected lines of a *Drosophila* parasitoid, *Asobara tabida*. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 742-745.
- Runyon, J.B., Mescher, M.C. & De Moraes, C.M. (2006) Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, **313**, 1964-1967.
- Sachs, T. (2001) Developmental processes and the evolution of plant clonality. *Evolutionary Ecology*, **15**, 485-500.
- Samson-Boshuizen, M., Van Lenteren, J.C. & Bakker, K. (1973) Success of parasitization of *Pseudeucoila bochei* Weld (Hym., Cynip.): a matter of experience. *Netherlands Journal of Zoology*, **24**, 67-85.
- Schmidt, K.A., Dall, S.R.X. & Gills, J.A. van. (2010) The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, **119**, 304-316.
- Schultheiss, O.C., Wirth, M.M., Waugh, C.E., Stanton, S.J., Meier, E.A. & Reuter-Lorenz, P. (2008) Exploring the motivational brain: effects of implicit power motivation on brain activation in response to facial expressions of emotion. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, **3**, 333-343.
- Searle, K.R., Hobbs, N.T. & Shipley, L.A. (2005) Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. *Oikos*, **111**, 417-424.
- Searle, K.R., Vandervelde, T., Hobbs, N.T. & Shipley, L.A. (2005) Gain functions for large herbivores: tests of alternative models. *Journal of animal ecology*, **74**, 181-189.

- Seppänen, J.-T., Forsman, J.T., Mönkkönen, M. & Thomson, R.L. (2007) Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*, **88**, 1622-1633.
- Shaltiel, L. & Ayal, Y. (1998) The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations. *Ecological Entomology*, **23**, 319-329.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1998) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press.
- Shettleworth, S.J. (1993) Varieties of learning and memory in animals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 5-14.
- Shettleworth, S.J. (2001) Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, **61**, 277-286.
- Sibly, R. & McFarland, D. (1976) On the fitness of behavior sequences. *The American Naturalist*, **110**, 601-617.
- Sintes, T., Marbà, N., Duarte, C.M. & Kendrick, G.A. (2005) Nonlinear processes in seagrass colonisation explained by simple clonal growth rules. *Oikos*, **108**, 165-175.
- Skinner, B.F. (1938) *The behavior of organisms: An experimental analysis*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. (1987a) The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **75**, 95-112.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. (1987b) The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **75**, 639-650.
- Smith, J.M. (2000) The concept of information in biology. *Philosophy of Science*, **67**, 177-194.
- Sokolowski, M.B. & Turlings, T.C.J. (1987) Drosophila parasitoid-host interactions: vibrotaxis and ovipositor searching from the host's perspective. *Canadian journal of zoology*, **65**, 461-464.
- Southwood, R. & Henderson, P.A. (2000) *Ecological methods*. Chapman and Hall, London.
- Sparrow. (1999) A heterogeneity of heterogeneities. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, **14**, 422-423.
- Stearns, S.C. (1976) Life-History Tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **51**, 3-47.
- Stephens, D.W. (1989) Variance and the value of information. *The American Naturalist*, **134**, 128-140.
- Stephens, D.W. & Charnov, E.L. (1982) Optimal foraging: Some simple stochastic models. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **10**, 251-263.

- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, New Jersey.
- Struik, P.C., Yin, X. & Meinke, H. (2008) Plant neurobiology and green plant intelligence: science, metaphors and nonsense. *J. Sci. Food Agric.*, **88**, 363-370.
- Stuefer, J.F. & Huber, H. (1998) Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, **117**, 1-8.
- Stuefer, J.F., During, H.J. & Dekroon, H. (1994) High benefits of clonal intergation in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, **82**, 511-518.
- Stuefer, J.F., Gomez, S. & Mölken, T. (2004) Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks. *Evolutionary Ecology*, **18**, 647-667.
- Stuefer, J.F., Van Hulzen, J.B. & During, H.J. (2002) A genotypic trade-off between the number and size of clonal offspring in the stoloniferous herb *Potentilla reptans*. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 880-884.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. (1988) The foraging tactics of plants. *Oikos*, **52**, 239-244.
- Takahashi, K.H. (2006) Spatial aggregation and association in different resource-patch distributions: experimental analysis with *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 266-273.
- Taneyhill, D.E. (2010) Patch departure behavior of bumble bees: rules and mechanisms. *Psyche: A Journal of Entomology*, **2010**, 1-9.
- Templeton, J.J. & Giraldeau, L.-A. (1996) Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 105-114.
- Tenhumberg, B., Keller, M.A. & Possingham, H.P. (2001) Using Cox's proportional hazard models to implement optimal strategies: An example from behavioural ecology. *Mathematical and Computer Modelling*, **33**, 597-607.
- Tentelier, C., Desouhant, E. & Fauvergue, X. (2006) Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology*, **17**, 515-521.
- Therneau, T.M., Grambsch, P.M. & Pankratz, V.S. (2003) Penalized survival models and frailty. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, **12**, 156-175.
- Thiel, A. (2011) How to measure patch encounter rate: decision-making mechanisms in the parasitic wasp *Asobara tabida*. *Animal Cognition*, **14**, 73-82.

- Thiel, A. & Hoffmeister, T.S. (2004) Knowing your habitat: linking patch-encounter rate and patch exploitation in parasitoids. *Behavioral Ecology*, **15**, 419-425.
- Thiel, A. & Hoffmeister, T.S. (2006) Selective information use in parasitoid wasps. *Animal Biology*, **56**, 233-245.
- Thiel, A. & Hoffmeister, T.S. (2009) Chapter 2 decision-making dynamics in parasitoids of *Drosophila*. *Advances in Parasitology*, **70**, 45-66.
- Todd, P.M. & Gigerenzer, G. (2000) Simple heuristics that make us smart. *Behavioral and Brain Sciences*, **23**, 727-741.
- Trewavas, A. (2003) Aspects of plant intelligence. *Ann Bot*, **92**, 1-20.
- Trewavas, A. (2005) Green plants as intelligent organisms. *Trends in Plant Science*, **10**, 413-419.
- Trewavas, A. (2006) The green plant as an intelligent organism. *Communication in Plants* p. 1-18.
- Trewavas, A. (2007) Response to Alpi *et al.*: Plant neurobiology - all metaphors have value. *Trends in Plant Science*, **12**, 231-233.
- Trewavas, A. (2009) What is plant behaviour? *Plant, Cell & Environment*, **32**, 606-616.
- Trimmer, P.C., Houston, A.I., Marshall, J.A.R., Mendl, M.T., Paul, E.S. & McNamara, J.M. (2011) Decision-making under uncertainty: biases and Bayesians. *Animal Cognition*, **14**, 465-476.
- Usher, M., Cohen, J.D., Servan-Schreiber, D., Rajkowski, J. & Aston-Jones, G. (1999) The role of locus coeruleus in the regulation of cognitive performance. *Science*, **283**, 549.
- Valone, T.J. (1991) Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information. *Animal Behaviour*, **41**, 569-577.
- Valone, T.J. (1992) Information for patch assessment: a field investigation with black-chinned hummingbirds. *Behavioral Ecology*, **3**, 211 -222.
- Valone, T.J. (2006) Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos*, **112**, 252-259.
- Valone, T.J. (2007) From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1-14.
- Valone, T.J. & Brown, J.S. (1989) Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology*, **70**, 1800-1810.
- Valone, T.J. & Giraldeau, L.-A. (1993) Patch estimation by group foragers: what information is used? *Animal Behaviour*, **45**, 721-728.

- Vásquez, R.A., Grossi, B. & Márquez, I.N. (2006) On the value of information: studying changes in patch assessment abilities through learning. *Oikos*, **112**, 298-310.
- Vet, L.E.M. & Opzeeland, K. (1984) The influence of conditioning on olfactory microhabitat and host location in *Asobara tabida* (Nees) and *A. rufescens* (Foerster) (Braconidae: Alysiniinae) larval parasitoids of Drosophilidae. *Oecologia*, **63**, 171-177.
- Vet, L.E., Lewis, W.J. & Carde, R.T. (1995) Parasitoid foraging and learning. *Chemical ecology of insects* 2 p. 65-101. New York.
- Visser, M., Alphen, J. & Nell, H. (1992) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 163-171.
- Vos, M., Vet, L.E.M., Wäckers, F.L., Middelburg, J.J., van der Putten, W.H., Mooij, W.M., Heip, C.H.R. & van Donk, E. (2006) Infochemicals structure marine, terrestrial and freshwater food webs: Implications for ecological informatics. *Ecological Informatics*, **1**, 23-32.
- Waage, J.K. (1979) Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 353-371.
- Wagner, R.H. & Danchin, É. (2010) A taxonomy of biological information. *Oikos*, **119**, 203-209.
- Wajnberg, E. (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 589-611.
- Wajnberg, E., Bernhard, P., Hamelin, F. & Boivin, G. (2006) Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 1-10.
- Wajnberg, E., Bernstein, C. & van Alphen, J.J.M. (2008) *Behavioral ecology of insect parasitoids, From theoretical approaches to field applications*. Blackweel Publishing.
- Wajnberg, E., Fauvergue, X. & Pons, O. (2000) Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, **11**, 577-586.
- Wajnberg, E., Rosi, M.C. & Colazza, S. (1999) Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 121-133.
- Wang, J. & Yu, D. (2007) Influence of sediment fertility on morphological variability of *Vallisneria spiralis* L. *Aquatic Botany*, **87**, 127-133.
- Weisser, W.W. (1994) Age-dependent foraging behaviour and host-instar preference of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Entomologia experimentalis et applicata*, **70**, 1-10.

- Wilke, A. & Barrett, H.C. (2009) The hot hand phenomenon as a cognitive adaptation to clumped resources. *Evolution and Human Behavior*, **30**, 161-169.
- Wilke, A. & Todd, P.M. (2010) Past and present environments: The evolution of decision making. *Psicothema*, **22**, 4.
- Wilke, A., Hutchinson, J.M.C., Todd, P.M. & Czienskowski, U. (2009) Fishing for the right words: Decision rules for human foraging behavior in internal search tasks. *Cognitive Science*, **33**, 497-529.
- Wilson, E.E., Holway, D. & Nieh, J.C. (2006) Cold anaesthesia decreases foraging recruitment in the New World bumblebee, *Bombus occidentalis*. *Journal of Apicultural Research*, **45**, 169-172.
- Yu, A.J. & Dayan, P. (2005) Uncertainty, neuromodulation, and attention. *Neuron*, **46**, 681-692.
- Zeger, S.L. & Liang, K.-Y. (1986) Longitudinal data analysis for discrete and continuous outcomes. *Biometrics*, **42**, 121-130.
- Zhang, S., Chen, Y. & Dong, M. (2000) Clonal plasticity in response to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophylla*. *Acta Botanica Sinica*, **42**, 89-94.

Résumé

Cette thèse vise à comprendre comment des organismes variés tels que les plantes clonales, les humains ou les guêpes parasitoïdes résolvent un problème commun : Comment se comporter dans un environnement hétérogène de manière à prélever le maximum de ressource ? Les organismes n'ayant pas la capacité d'identifier les solutions théoriquement optimales, nous avons étudié les heuristiques permettant de se comporter efficacement sans calcul. Les insectes parasitoïdes, modèles de choix de l'écologie comportementale, nous montrent que l'information perçue de l'environnement influence de manière complexe le comportement d'approvisionnement. Malheureusement, le processus décisionnel sous-jacent n'est pas accessible directement par les méthodes d'investigation connues. Nous avons donc exploré les processus cognitifs convergeant avec les modèles décisionnels optimaux en utilisant l'Homme. De fortes similitudes ont été relevées entre les deux modèles biologiques, mettant ainsi en évidence des points de convergence entre les mécanismes proximaux du comportement. L'environnement et l'histoire évolutive des organismes influencent donc la prise de décision en favorisant l'émergence et le maintien d'heuristiques efficaces indépendamment du degré de complexité cognitive. Cette problématique a été étendue aux plantes clonales qui explorent le milieu par le biais de prolongements végétatifs. Nous avons identifié l'information pertinente et la règle décisionnelle optimale pour une plante clonale afin de maximiser l'exploitation d'une ressource (nutriments, eau, lumière). Les plantes clonales semblent se comporter de manière cohérente avec les prédictions du modèle optimal, révélant un processus décisionnel encore insoupçonné chez ces organismes.

Abstract

The aim of this thesis is to understand how organisms such as clonal plants, humans or insect parasitoids solve a common issue: How to behave in a heterogeneous environment in order to maximize the resource uptake? As these organisms do not have the ability to identify theoretically optimal solutions, we studied heuristics leading to the optimal behavior without any calculation. Insect parasitoids, prime models in behavioral ecology, show that information perceived from the environment have a complex influence on the foraging behavior. Nevertheless, the underlying decision process is not directly observable using actual research techniques. We extended the study of the decisional processes converging with optimal decision models using humans. We found strong similarities between insect parasitoids and humans thus highlighting convergences between proximal mechanisms of foraging behavior between these organisms. Both the environment and evolution history influence the decision-making favoring the emergence and maintaining heuristics whatever the cognitive complexity level. This issue was recently extended to clonal plants exploring the environment through stolons. Following the approach used with the two previous models, we identified the relevant information and the optimal decisional rule for a clonal plant in order to maximize the handling of a resource (nutrients, water and light). Clonal plants seem to behave consistently with the predictions of the optimal model, thus showing a decisional process yet unsuspected in such organisms.